ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 94

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева, О. В. Гусихина* и *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 9: 29.09.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 23.09.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.0. Уч.-изд. л. 17.7. Тираж 351 экз. Тип. зак. № 1277. С 175

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 582.262

© А. А. Гончаров

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КОНЪЮГАТ (*ZYGNEMATOPHYCEAE, STREPTOPHYTA*) С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ДАННЫХ

A. A. GONTCHAROV. PROBLEMS OF TAXONOMY OF THE CONJUGATES (*ZYGNEMATOPHYCEAE, STREPTOPHYTA*) IN RELATION TO MOLECULAR-PHYLOGENETIC DATA

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток-22
Факс 4232-310-193
E-mail: gontcharov@biosoil.ru
Поступила 22.12.2008

Класс *Zygnematophyceae* является наиболее богатой видами (около 4000) группой водорослей в составе *Streptophyta*. Молекулярно-филогенетические исследования, основанные на различных маркерах, помещают класс в качестве одной из вершинных групп царства *Chlorobionta* и указывают на возможное близкое родство конъюгат с наземными растениями. Морфологическое разнообразие представителей класса существенно усложняет его систематику и не позволяет однозначно интерпретировать отношения между таксонами. Молекулярно-филогенетические данные выявили противоречие между традиционной таксономической структурой *Zygnematophyceae* и топологией филогенетического древа конъюгат. В работе приводится обзор современных исследований филогении и систематики зеленых конъюгирующих водорослей. Описаны состав и структура основных клад класса, рассмотрены вопросы полифилетичности некоторых родов. Подчеркнуто, что морфологические признаки, традиционно используемые для целей систематики в классе, оказались малопригодны для этих целей даже на низких таксономических уровнях.

Ключевые слова: филогенетические отношения, конъюгаты, полифилия, *Streptophyta, Zygnematophyceae*.

Конъюгаты — коккоидные, колониальные и многоклеточные нитчатые водоросли, отличительными признаками которых являются: уникальный тип полового размножения — конъюгация, впервые описанный J. P. Vaucher (1803), полное отсутствие подвижных репродуктивных стадий и центросом на протяжении всего жизненного цикла. Разнообразие форм и свойственная только конъюгатам симметрия в строении клетки делают эту группу привлекательным и популярным объектом для исследований. За более чем 200-летнюю историю изучения группы было описано более 4000 видов, которые в настоящее время относят примерно к 60 родам (Hoshaw, McCourt, 1988; Gerrath, 1993; см. Приложение). О том, насколько точно это число отражает природное разнообразие группы, можно только догадываться, потому что оценки видового разнообразия класса разнятся примерно на порядок, от 1500 до 12 000 видов (Cranwell et al., 1990; Hoshaw et al., 1990).

Своеобразие группы и ее близкое родство с зелеными водорослями никогда серьезно не оспаривалось (Brook, 1981). Однако взаимоотношения между семействами, родами и видами зигнемофициевы, а также концепция рода в классе остаются противоречивыми. Ультраструктурные и молекулярные исследования указывают

на принадлежность конъюгат к парафилетичной группе водорослей, известной как класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), и их близость к наземным растениям (Pickett-Heaps, 1975; Mattox, Stewart, 1984; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004). В кладистической системе классификации (Bremer, 1985; Bremer et al., 1987; Kenrick, Crane, 1997) конъюгаты принимаются как класс *Zygnematophyceae* в составе отдела *Streptophyta* [*Streptobionta* (Kenrick, Crane, 1997)], который вместе с *Chlorophyta* слагает обширную группу зеленых растений [*Viridiplantae* или *Chlorobionta* (Cavalier-Smith, 1981; Kenrick, Crane, 1997)]. Следует отметить, что имя *Zygnematophyceae* Round (1971) — незаконное замещающее название *Conjugatophyceae* Engler (1892), поскольку *Conjugata* (*Spirogyra*) — не синоним *Zygnema* (Silva, 1980). Кроме этого, класс *Zygnematophyceae* был описан без латинского диагноза и поэтому не является действительно описанным таксоном (ст. 32 МКБН). Тем не менее именно это название класса широко используется в современной литературе.

Все существующие классификационные схемы *Zygnematophyceae* были основаны исключительно на фенотипических признаках, таких как особенности ультраструктуры клеточной стенки, тип организации таллома и морфология хлоропластов (Косинская, 1952, 1960; Mix, 1972; Prescott et al., 1972, 1975; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Hoshaw, McCourt, 1988; Gerrath, 1993). В составе класса выделяют два порядка: *Zygnematales* и *Desmidiales* (Mix, 1972; Růžička, 1977). *Zygnematales* характеризуется просто устроенной цельной (не разделенной на фрагменты), гладкой, не имеющей пор, клеточной стенкой. Порядок разделяют на два семейства, имеющие идентичное строение клеточной стенки, но различающиеся типом организации. Нитчатые формы собраны в сем. *Zygnemataceae*, а одноклеточные — в сем. *Mesotaeniaceae*, известное ранее как саккодермные десмидиевые (Lütkemüller, 1902). Порядок *Desmidiales* (плакодермные десмидиевые) характеризуется орнаментированной клеточной стенкой, разделенной на две или более частей и имеющей поры (Mix, 1972). На основании типа организации и особенностей строения клеточной стенки порядок подразделяют на 3 или 4 семейства (Mix, 1972; Brook, 1981; Kouwets, Coesel, 1984; Gerrath, 1993): *Peniaceae, Gonatozygaceae, Closteriaceae* и *Desmidiaceae*. Для выделения родов и видов конъюгат используются преимущественно признаки организации таллома (нитчатые или одноклеточные), симметрии клетки, ее размеров и формы, наличия утолщений, выростов или шипов на клеточной оболочке и морфологии хлоропластов. Стабильность этих признаков и их эволюционный статус (плезиоморфный или апоморфный) никогда серьезно не оценивались.

В целом эволюция морфологических признаков в классе оставалась слабо изученной. Был предложен ряд гипотез о происхождении и эволюции отдельных признаков, однако они в значительной степени являются логическими конструкциями и зачастую противоречат друг другу. Прежде всего это относится к типу организации предполагаемой предковой формы конъюгат (нитчатая или одноклеточная), морфологии хлоропластов и степени радиальности клетки (West, West, 1904; West, Fritsch, 1927; Prescott, 1948; Teiling, 1950, 1952; Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963; Prescott et al., 1977; Hoshaw, McCourt, 1988).

В последние два десятилетия развитие молекулярно-филогенетических исследований существенно изменило наше представление о взаимоотношениях между таксонами разных рангов, поставило под сомнение многие традиционные гипотезы эволюции живого и оказало огромное влияние на систематику. Зеленые конъюгирующие водоросли не являются исключением в этом отношении, однако, несмотря на то что первая нуклеотидная последовательность их ДНК была получена еще в 1985 г. (Hori et al., 1985), филогенетические отношения в классе далеки от разрешения. В данной публикации предпринята попытка суммировать результаты ис-

следований эволюции и таксономической структуры класса *Zygnematophyceae* с точки зрения молекулярных данных. Кратко обсуждаются положение класса в отделе *Streptophyta*, различные молекулярные маркеры, используемые для анализа отношений между зигнемовыми, их основные клады, рассмотрено несоответствие филогенетического древа конъюгат и традиционной таксономии класса.

Положение *Zygnematophyceae* в отделе *Streptophyta*

Зеленые конъюгирующие водоросли всегда считались неотъемлемой частью обширной группы зеленых растений из-за пигментного состава и крахмала как основного продукта ассимиляции (Brook, 1981), но их родственные связи оставались не ясными по причине уникальности отличительных признаков. Ультраструктурные исследования обнаружили у конъюгат деление клетки по типу фрагмопласта, что сблизило их с *Charales*, *Coleochaete*, некоторыми другими группами зеленых стрептофитовых водорослей и наземными растениями (Fowke, Pickett-Heaps, 1969a, b; Pickett-Heaps, 1975; Mattox, Stewart, 1984; Grolig, 1992). Последующие биохимические и молекулярные исследования установили, что *Zygnematophyceae* является одной из продвинутых групп стрептофитовых водорослей, однако точное положение класса в отделе оставалось под вопросом. Это было обусловлено тем, что выборка исследованных таксонов была ограниченной, информативность использованных молекулярных маркеров мала, а на результаты филогенетических анализов оказывало негативный эффект притяжение длинных ветвей (Kranz, Huss, 1996; Bhattacharya, Medlin, 1998; Chapman et al., 1998; Qiu, Palmer, 1999; McCourt et al., 2000).

На филогенетическом древе *Streptophyta*, построенном на основе совместного анализа 4 генов из 3 геномов (ядерного 18S рДНК, хлоропластных *atp*B и *rbc*L и митохондриального *nad*5), конъюгаты помещались после *Mesostigma* Lauterborn, *Chlorokybus* Geitler и *Klebsormidium* Silva, Mattox, Blackwell, но до *Coleochaete* Bréb. и *Chara* L. В данной филогении именно *Chara* явилась сестринской группой наземных растений, и эти отношения имели высокую бутстреп-поддержку (Karol et al., 2001; McCourt et al., 2004). В целом близость *Chara* к наземным растениям хорошо согласуется с традиционной гипотезой о направлении эволюции морфологических, ультраструктурных и биохимических признаков у водорослей, которая в конечном итоге привела к выходу растений на сушу и ее успешной колонизации (Graham, 1993, 1996; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; рис. 1). Однако последующие анализы нуклеотидных последовательностей малой и большой субъединиц хлоропластной рибосомной ДНК поставили под сомнение сестринство *Charales* и наземных растений (Turmel et al., 2002). Еще больше путаницы внесли результаты совместного анализа 76 хлоропластных генов, согласно которым не *Charales*, а конъюгаты являются сестринской группой наземных растений. Столь неожиданное положение *Zygnematophyceae* на древе было солидно обосновано. Оно было поддержано не только высокими значениями бутстрепа, но и порядком расположения генов в хлоропластном геноме, его генным и интронным составом и синапоморфными инделями (вставками и делециями) в кодирующих регионах (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007). Большой набор данных, репрезентативность выборки таксонов и совершенные методы анализа не позволяют усомниться в результатах данных исследований, однако их практически невозможно объяснить с позиции традиционных взглядов на ход эволюции в *Streptophyta*. *Coleochaete* и *Chara* имеют более сложную, чем у конъюгат, структуру таллома, ме-

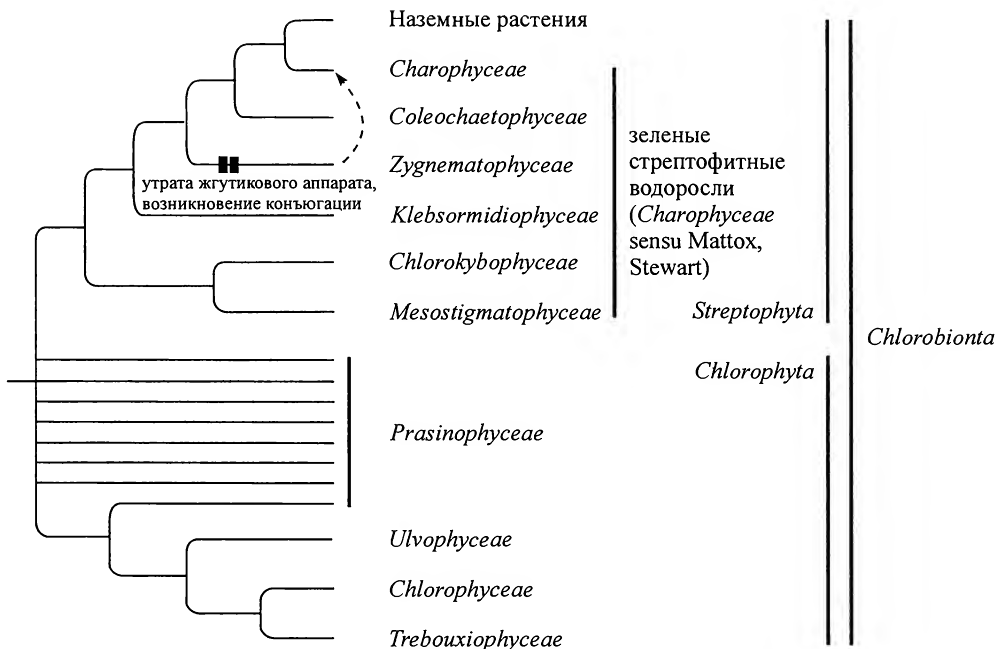


Рис. 1. Положение класса *Zygnematophyceae* в царстве зеленых растений (*Chlorobionta*) (по результатам анализа последовательностей ДНК).

Пунктиром показано положение класса на древе согласно результатам анализа 76 хлоропластных генов, поддержанное порядком генов в хлоропластных геномах *Streptophyta*, содержанием в них генов и интронов и синапоморфным инделями (вставками и делециями) в кодирующих регионах хп ДНК (Adam et al., 2007; Turmel et al., 2007).

ханизм деления клетки и обладают другими фенотипическими признаками, общими с наземными растениями (McCourt et al., 2004). Можно ожидать, что сестринские отношения между эмбриофитами и конъюгатами будут подвергнуты проверке другими генами и наборами данных, однако совсем не обязательно, что ответ на интригующий вопрос о том, какая же группа была предком наземных растений, будет получен в ближайшее время.

Молекулярные маркеры

Первая информация о филогенетических отношениях конъюгат была получена в анализах, использовавших нуклеотидные последовательности ядерного рибосомного 18S рДНК и хлоропластного протеин-кодирующего *rbc*L генов, и эти маркеры по сей день остаются основным источником филогенетической информации в классе (Bhattacharya et al., 1994; McCourt et al., 1995, 2000; Besendahl, Bhattacharya, 1999; Gontcharov et al., 2003, 2004; Гончаров, 2005). Эти гены независимо подтвердили монофилию класса *Zygnematophyceae* и порядка *Desmidiales*, но показали, что порядок *Zygnematales* и его семейства *Zygnemataceae* и *Mesotaeniaceae* — не монофилетичные таксоны. Было установлено, что 18S рДНК почти всех конъюгат (исключения описаны Gontcharov et al., 2003; Gontcharov, Melkonian, 2004) содержит 1506 интрон I группы, и этот факт был интерпретирован как еще одно подтверждение монофилетичного происхождения класса. Было сделано предположение, что интрон встроился в 18S предка конъюгат и затем был унаследован всеми его

потомками в отличие от других групп организмов, где подобные интроны обычно встречаются только спорадически (Dujon, 1989; Bhattacharya et al., 1996). Анализ вторичной структуры интрона и процесса его самовыщепления показал, что после встраивания в рибосомную ДНК конъюгат, датируемого 350—400 млн лет, он подвергся существенным изменениям (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999).

Растущее число проанализированных 18S рДНК и *rbc*L последовательностей довольно быстро выявило ограниченную информативность каждого из этих маркеров, особенно на высоких (отношения между основными кладами конъюгат) и низких (род) уровнях. Было бы логичным предположить, что увеличение числа изучаемых признаков (совместный анализ нескольких генов) повысит информативность анализов (Hillis, 1996). Однако прежде чем объединить гены в единую матрицу, нужно было убедиться в том, что модели эволюции их последовательностей не противоречат этому, а индивидуальные филогении конгруэнтны. Возможность совместного использования 18S рДНК и *rbc*L в классе *Zygnematophyceae* была протестирована А. А. Гончаровым с соавт. (Gontcharov et al., 2004). Объединение этих генов в целом повысило устойчивость полученного древа и, что не менее важно, позволило решить проблему длинных ветвей у отдельных таксонов в индивидуальных наборах данных. Мультигенный подход в исследовании филогенетических отношений между конъюгатами также был использован J. D. Hall с соавт. (2008а), которые объединили хлоропластные гены *rbc*L и *psa*A и митохондриальный *cox*III (всего около 4050 нт). Полученное этими исследователями филогенетическое древо подтвердило результаты более ранних исследований, основанных на использовании одного-двух генов. Однако стоит отметить, что поддержка для многих ветвей оказалась не намного выше, чем в анализах 18S рДНК или в совместном анализе этого маркера и *rbc*L (Gontcharov et al., 2003, 2004; Гончаров, 2005). Согласно результатам Hall с соавт., *rbc*L и *psa*A гены являются более информативными по сравнению с *cox*III, перспективность использования которого невелика.

Упомянутые исследования были нацелены преимущественно на анализ отношений высокого уровня, а именно между семействами и порядками конъюгат. Gontcharov и Melkonian (2008) использовали совместный анализ нескольких генов для того, чтобы протестировать монофилию основных родов сем. *Desmidiaceae*. Относительно большой набор данных (18S рДНК + 1506 интрон I группы + *rbc*L, 3260 нт) и обширная выборка таксонов (97) позволили установить в семействе ряд новых высокоустойчивых клад, многие из которых объединяли представителей нескольких родов десмидиевых. Совместное использование этих маркеров на уровне семейства также оказалось успешным и обеспечило высокую бутстреп-поддержку для большинства клад. Однако информативность анализов была недостаточна для того, чтобы достоверно установить порядок ветвления кладам. Для того чтобы усилить филогенетический сигнал, к матрице данных был добавлен хлоропластный 23S рДНК ген (5509 нт, 40 видов). Авторам лишь частично удалось достигнуть поставленной цели и повысить бутстреп-поддержку некоторых ветвей. Вероятно, ограниченность выборки таксонов была одной из причин недостаточной информативности этого анализа.

Некодирующие последовательности из ядерного рибосомного оперона (1506 интрон I группы, ITS1 и ITS2) были использованы в исследованиях, нацеленных на анализ отношений между видами в родах *Closterium* (Denboh et al., 2003), *Staurastrum* и его предполагаемых родственников: *Staurodesmus* и *Cosmarium* (Gontcharov, Melkonian, 2005). Несмотря на предостережения о возможных проблемах, связанных с использованием последовательностей внутренних транскрибируемых

спейсеров, и их возможном негативном влиянии на топологию древа, эти маркеры остаются одними из наиболее популярных и часто используемых для филогенетических исследований на уровне вида (Feliner, Rossello, 2007).

Рибосомные транскрибируемые спейсеры и интроны испытывают сильное давление естественного отбора, связанное с необходимостью поддержания специфической вторичной структуры, необходимой для правильного процессинга РНК-генов (Cech, 1988; Lambowitz, Belfort, 1993; Saldanha, 1993; Mai, Coleman, 1997; Coleman et al., 1998). В большинстве случаев эта структура относительно консервативна и может служить в качестве матрицы для выравнивания последовательностей (Coleman, 2003). Вторичная структура 1506 интрона I группы у *Zygnematophyceae* уже давно известна (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999), однако для ITS1 и ITS2 она была разработана относительно недавно (Denboh et al., 2003; Gontcharov, Melkonian, 2005). Анализ последовательностей, выровненных с использованием данных о вторичной структуре транскриптов, был весьма информативен и позволил построить высокоустойчивые филогенетические деревья. Можно ожидать, что рибосомные некодирующие последовательности будут и далее широко использоваться для реконструкции филогении конъюгат на уровне рода и ниже. Вполне вероятно, что межгенные хлоропластные спейсеры, весьма популярные в исследованиях многих групп наземных растений, также могут оказаться полезными и в классе *Zygnematophyceae* (Shaw et al., 2005, 2007), однако их информативность здесь еще предстоит оценить.

Совершенно очевидно, что спектр молекулярных маркеров, используемых в классе для анализа отношений между таксонами и кладами высоких рангов, также должен быть расширен. Медленно мутирующие последовательности больших субъединиц ядерного и хлоропластного рибосомных оперонов являются логичными кандидатами на эту роль. Объединение двух оперонов позволит получить матрицу данных длиной около 10 000 нуклеотидов, несущих информацию как о недавних (некодирующие участки и малые субъединицы), так и о древних (28S и 23S) эволюционных событиях. Однако вопрос о том, будет ли этот большой набор достаточен для того, чтобы построить высокоустойчивую филогению *Zygnematophyceae*, остается открытым. Протеин-кодирующие гены могут быть так же информативны для решения вопросов филогении класса и, возможно, добавят необходимый филогенетический сигнал (Moon, Lee, 2003, 2007; Moon et al., 2005; Hall et al., 2008a).

Монофилия класса *Zygnematophyceae*

Зеленые конъюгирующие водоросли всегда считались естественной, четко ограниченной группой, лишь принадлежность к ней рода *Entransia* Hughes вызывала некоторые сомнения (Kadlubowska, 1984; McCourt et al., 2000). Как и ожидалось, монофилитичность класса нашла подтверждение в первых исследованиях молекулярными методами (Bhattacharya et al., 1994, 1996; Besendahl, Bhattacharya, 1999; McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003). Однако позже было установлено, что один из родов (*Spirotaenia*) может иметь лишь дальнее родство с остальными конъюгатами или даже происходить от другого предка (Gontcharov, Melkonian, 2004; Гончаров, 2005). Эта гипотеза напрямую противоречила данным R. McCourt с соавт. (1995, 2000), которые показали тесное родство *Spirotaenia condensata* и *Spirogyra*, предполагавшееся ранее из-за общей морфологии хлоропластов (спиралевидные лентовидно-пристенные; Hoshaw, McCourt, 1988; McCourt et al., 1995). Иссле-

дование Gontcharov и Melkonian показало, что выводы McCourt с соавт. (1995, 2000) были основаны на неверных исходных данных (ошибочное использование штамма или ДНК пробы).

В анализах 18S рДНК и *rbc*L последовательностей 3 вида *Spirotaenia* не проявляли близости с остальными *Zygnematophyceae*, а формировали высокоустойчивую кладу с родом *Chlorokybus* (Gontcharov, Melkonian, 2004; рис. 2). Удаленность *Spirotaenia* от клады класса была поддержана высокими значениями бутстрепа, а также фактом отсутствия 1506 интрона I группы, характерного для конъюгат, в 18S рДНК всех изученных видов *Spirotaenia*. В анализах матриц данных, не включав-

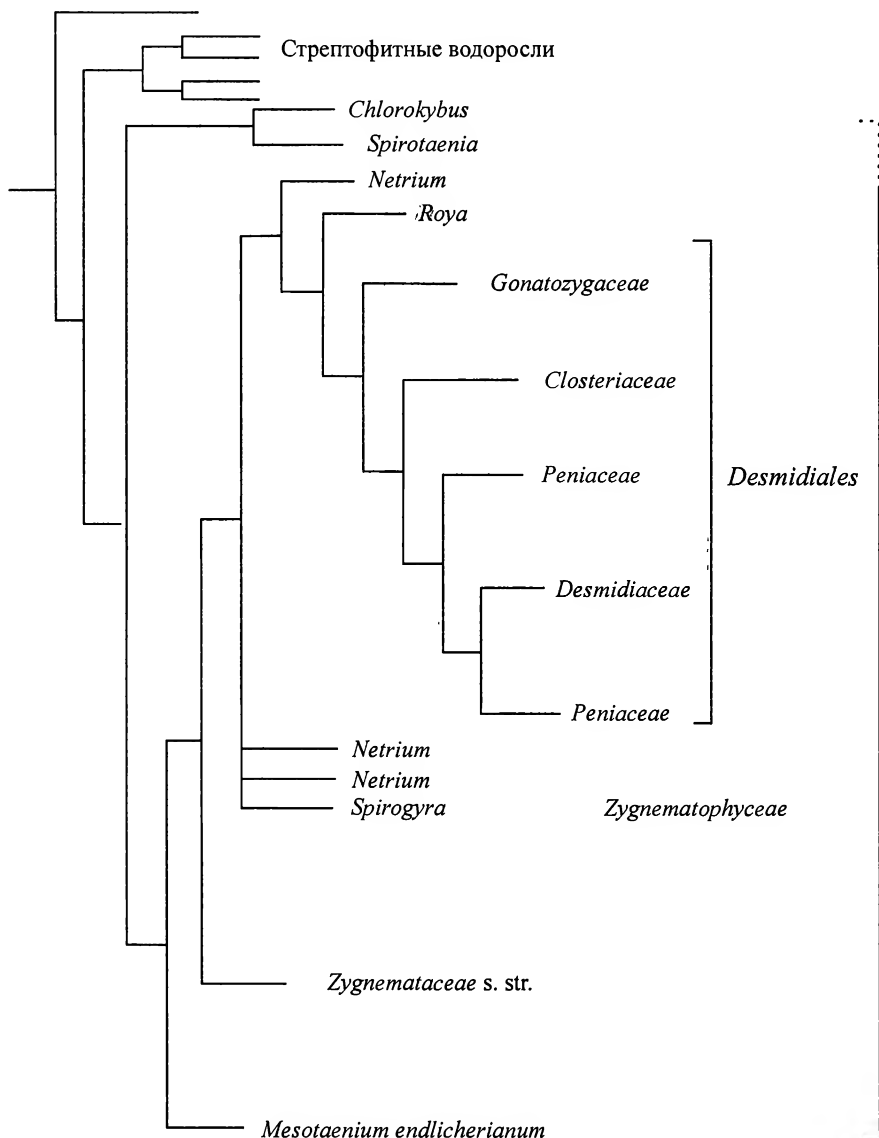


Рис. 2. Обобщенная схема филогенетических отношений в классе *Zygnematophyceae* (по результатам сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003, 2004; Gontcharov, Melkonian, 2004; Гончаров, 2005; Hall et al., 2008a)).

ших *Chlorokybus*, *Spirotaenia* помещалась в качестве сестринской группы *Zygnematopyceae*, однако без поддержки короткой общей ветви (Gontcharov, Melkonian, 2004). Таким образом, вопрос о том, является ли *Spirotaenia* первой ветвью древа конъюгат, независимой группой в составе *Streptophyta* или же сестринской кладой *Chlorokybus*, остается открытым.

Синапоморфный признак класса — половое размножение в форме конъюгации — описан у 4 видов *Spirotaenia*, 2 из которых присутствовали в анализах Gontcharov и Melkonian (2004). Следует отметить, что конъюгация в этом роде отличается от типичной для остальных зигнематофициевых тем, что она проходит без образования конъюгационного канала или слизистой обвертки. Вместо этого у видов *Spirotaenia* освобождение гамет происходит путем полного ослизнения клеточной стенки (Hoshaw, Hilton, 1966; Biebel, 1975). Еще одной особенностью полового размножения в этом роде является образование в клетке двух гамет, которые, сливаясь с соответствующими гаметами противоположной клетки, формируют 2 зигоспоры (Hoshaw, Hilton, 1966; Haga, Ehara, 1977). Вполне возможно, что описанные выше особенности отражают различия в тонкой механике полового процесса между двумя эволюционными линиями конъюгат и могут объяснять глубокую дивергенцию между *Zygnematophyceae* и *Spirotaenia*. Следует отметить, что особенности деления клетки в роде *Spirotaenia* остаются практически не изученными и столь же мало известно об ультраструктуре клеточной стенки у его представителей. Можно ожидать, что исследования в этом направлении обнаружат неизвестные ранее особенности, отличающие этот своеобразный род от остальных конъюгат.

Классификация и филогения *Zygnematophyceae*: порядок *Zygnematales*

Уже первые молекулярно-филогенетические исследования показали, что порядок *Zygnematales* не является монофилетичным таксоном, поскольку корень клады *Zygnematophyceae* помещался среди представителей этого порядка, характеризуя его как парафилетическую группу (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003; Hall et al., 2008a). Более того, молекулярные данные не подтвердили монофилетичность семейств *Zygnemataceae* и *Mesotaeniaceae* этого порядка, смешав их представителей в нескольких кладах, а представители мезотениевых *Netrium* и *Roya* обнаружили близость к порядку *Desmidiales*. Зигнемовые водоросли (как нитчатые, так и одноклеточные) до сих пор были представлены в анализах ограниченным числом видов, поэтому филогенетическая структура этой группы остается лишь предварительной. Многие роды нитчатых *Zygnematales* отсутствуют в мировых коллекциях водорослей, об их родственных связях остается лишь догадываться.

В настоящее время определены 4 клады, слагаемые видами из порядка *Zygnematales*: *Roya*, *Netrium digitus*, и близкородственные виды, *Spirogyra*, клада «*Zygnemataceae* s. str.», включающая большинство видов порядка (см. ниже), и 3 самостоятельных таксона: *Mesotaenium endlicherianum*, *Netrium interruptum* и *N. oblongum* SVCK 255 (Gontcharov et al., 2004; Hall et al., 2008a). Учитывая, что на филогенетическом древе виды *Netrium* и *Roya* предшествуют кладе *Desmidiales*, можно предположить, что предком этого порядка был один из представителей продвинутых одноклеточных зигнемовых водорослей, вероятно сходных с современными *Roya* и *Netrium* (рис. 3). Следует отметить, что эти 2 рода нередко считались переходными формами между саккодермными (*Mesotaeniaceae*) и плакодермными десмидиевыми, поскольку их осевые ламинатные хлоропласты близки таковым многих *Desmi-*

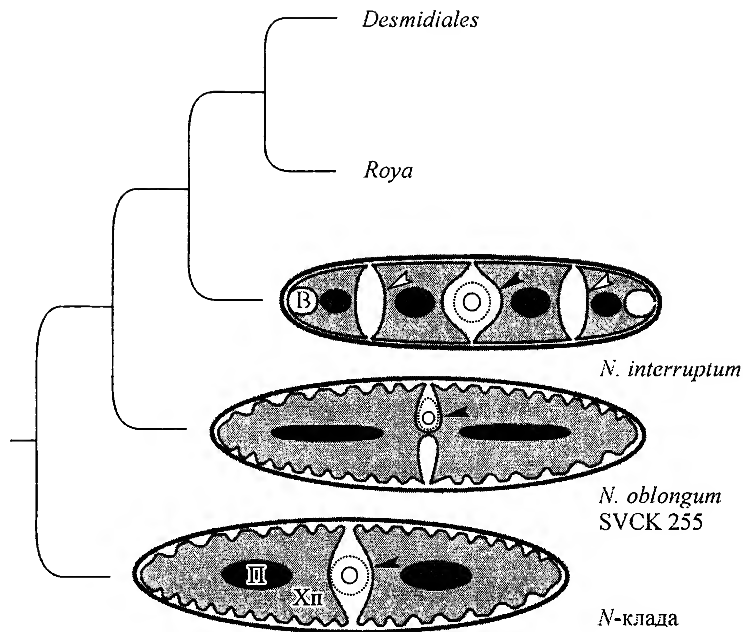


Рис. 3. Парафилетическое расположение ветвей *Netrium* и *Roya* в основании клады *Desmidiales* (Gontcharov et al., 2004).

Каждая ветвь *Netrium* отличается числом хлоропластов в клетке (2, 1 и 4 соответственно), связанным с ним положением ядра (черная стрелка) и/или поведением ядра при делении клетки (Pickett-Heaps, 1975; Jarman, Pickett-Heaps, 1990). Белыми стрелками показаны две большие «вакуоли» (Jarman, Pickett-Heaps, 1990), разделяющие хлоропласты у *N. interruptum*, в которые перемещаются дочерние ядра вскоре после деления. В — вакуоль, П — пиреноид, Хп — хлоропласт.

diales (West, West, 1904; Yamagishi, 1963; Brook, 1981; Паламарь-Мордвинцева, 1989). Молекулярные данные полностью подтвердили эту гипотезу, однако вопрос о синапоморфных фенотипических признаках, общих для *Roya*, *Netrium* и порядка *Desmidiales*, остается открытым. Парафилия относительно небольшого рода *Netrium* (10 видов; см. Приложение) вносит дополнительную неясность.

Картина родственных отношений, вскрытая в порядке *Zygnematales*, свидетельствует о том, что важность морфологических признаков, таких как тип организации таллома (коккоидный или нитчатый) и морфология хлоропласта (лентовидно-пристенные, звездообразные и ламинатные), была переоценена на родовом, а в некоторых случаях и на видовом уровнях. Считалось, что общая для некоторых родов одноклеточных и нитчатых зигнемовых морфология хлоропластов указывает на их возможное происхождение от одного предка (Palla, 1894; Randhawa, 1959; Yamagishi, 1963). Эта гипотеза была частично поддержана результатами первых молекулярно-филогенетических исследований (McCourt et al., 1995, 2000). Однако при анализе большего числа видов стало очевидным, что хлоропласты различной морфологии, как и одноклеточность или многоклеточность, встречаются в нескольких независимых кладах *Zygnematales*, указывая на многократное независимое возникновение этих признаков в группе (Gontcharov et al., 2003, 2004; Gontcharov, Melkonian, 2004). Следует отметить, что особенности морфологии хлоропластов детально не изучались ни в порядке *Zygnematales*, ни в классе *Zygnematophyceae*, поэтому нельзя исключать, что хлоропласты, относимые к одному морфологическому типу, могут отличаться своей тонкой организацией. Полифилетичная природа родов зиг-

немовых, основанных на признаках морфологии хлоропластов (*Cylindrocystis, Mesotaenium, Netrium*, см. ниже), может свидетельствовать в пользу данного предположения.

Очевидно, что для того, чтобы привести таксономическую структуру традиционного порядка *Zygnematales* в соответствие с родством слагающих его видов, требуются дальнейшие филогенетические исследования. Однако уже сейчас можно сделать предварительное заключение о составе и структуре сем. *Zygnemataceae*. Учитывая, что его типовой род *Zygnema* входит в кладу «*Zygnemataceae* s. str.» («crown *Zygnematales*» у Gontcharov et al., 2004), можно именно ее рассматривать как основу семейства. Вероятно, эта клада и семейство будут включать все роды нитчатых зигнемовых, за исключением *Spirogyra*, и большинство одноклеточных форм, за исключением *Roya*, *Netrium* и, возможно, *Mesotaenium endlicherianum* и близкородственных ему видов (McCourt et al., 2000; Gontcharov et al., 2003, 2004; Hall et al., 2008a). В этом случае диагноз сем. *Zygnemataceae* необходимо будет изменить для того, чтобы он охватывал и одноклеточных представителей и в то же время позволял отграничивать членов семейства от таксонов, имеющих близкую морфологию, но не проявляющих близости к *Zygnemataceae*. Мало вероятно, что какие-либо из известных в настоящее время признаков ультраструктуры клеточной стенки и морфологии клетки или хлоропластов могут служить этим целям.

Порядок *Desmidiales*

В отличие от порядка *Zygnematales*, монофилия *Desmidiales*, выделяемого на основании сложной ультраструктуры клеточной стенки и наличия в ней пор, получила высокую поддержку в большинстве филогенетических анализов (Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003, 2004). Некоторые исследователи обсуждали возможную принадлежность к *Desmidiales* и рода *Roya* (*Mesotaeniaceae*), что ставило под сомнение важность признаков, отличающих этот порядок от *Zygnematales* (McCourt et al., 2000; Hall et al., 2008a). Однако сестринские отношения между *Roya* и *Gonatozygaceae* были поддержаны только в анализах хлоропластных протеин-кодирующих генов, и они не могут быть обоснованы фенотипическими признаками (Gontcharov et al., 2004). Ультраструктура клеточной стенки *Roya* идентична таковой остальных *Zygnematales* (Mix, 1972), и мало вероятно, что она возникла в этом роде независимо за счет вторичного упрощения. Столь же мало вероятно и независимое от остальных *Desmidiales* возникновение орнаментации клеточной стенки и ее сегментации в сем. *Gonatozygaceae* (эволюционные сценарии, на которые указывает сестринство *Gonatozygaceae* и *Roya*). Таким образом, гомоплазия молекулярных признаков является более логичным объяснением этого феномена.

Молекулярные данные подтвердили монофилию семейств *Gonatozygaceae* и *Closteriaceae*, но поставили под сомнение независимость *Peniaceae* и *Desmidiaceae*, образующих единую вершинную кладу древа конъюгат (рис. 2). Установлено, что сем. *Gonatozygaceae* является первым ответвлением в кладе десмидиевых, однако достоверность этого относительно невелика (McCourt et al., 2000; Denboh et al., 2001; Gontcharov et al., 2003, 2004; Hall et al., 2008a; рис. 2). Порядок ветвления в кладе *Desmidiales* в целом соответствует традиционной гипотезе отношений между семействами десмидиевых (Mix, 1972) и отражает постепенный переход от предковых состояний к продвинутым состояниям признаков стенки у *Desmidiaceae*. Клеточная стенка, состоящая из нескольких сегментов, разделенных неглубокими каналами, и имеющая простые поры, пронизывающие только внешний слой

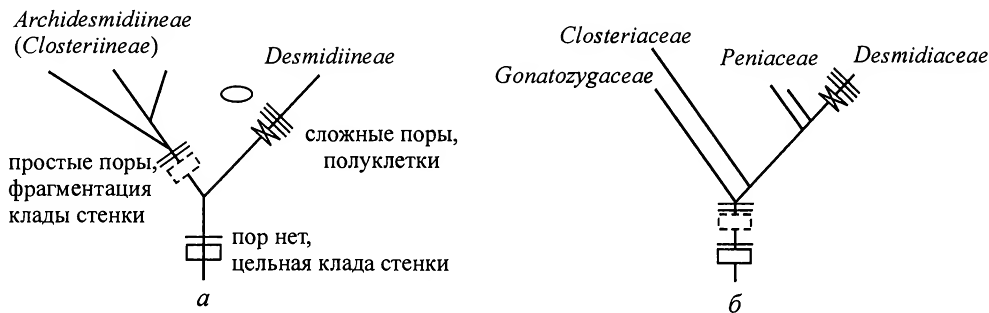


Рис. 4. Гипотетическая схема филогенетических отношений между семействами порядка *Desmidiales* (*а*), основанная на фенотипических признаках (Mix, 1972), и схема, базирующаяся на результатах сравнения ДНК последовательностей (*б*).

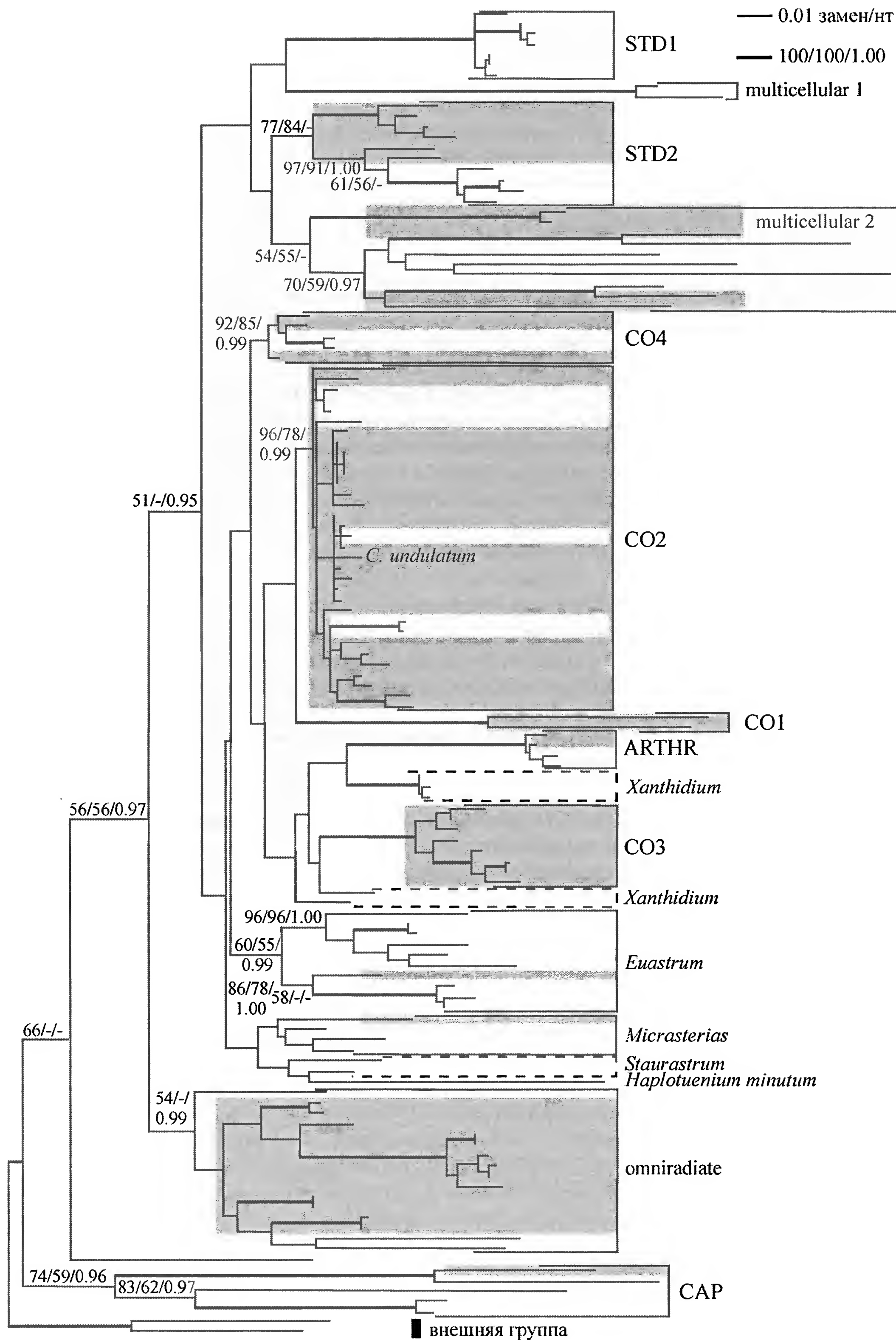
клеточной стенки, типична для считавшихся примитивными семейств *Gonatozygaceae*, *Closteriaceae* и *Peniaceae*. Большинству же представителей сем. *Desmidiaceae* свойственна сложноустроенная оболочка, разделенная на 2 полуклетки и пронизанная сложным поровым аппаратом (рис. 4). Молекулярно-филогенетические исследования установили, что семейства *Gonatozygaceae* и *Peniaceae* не являются близкородственными, хотя и характеризуются практически идентичным строением клеточной стенки, поэтому их объединение (Kouwets, Coesel, 1984) нельзя считать оправданным.

Молекулярные данные показали, что *Penium* — парафилетичный род, распадающийся на 2 линии, одна из которых, слагаемая мелкоклеточными видами (*P. cylindrus*, *P. exiguum*), близка к сем. *Desmidiaceae* (Gontcharov et al., 2004). Тесные отношения между *Phymatodocis*, имеющим типичные для *Desmidiaceae* полуклетки, но примитивные поры и не отделяющуюся от вторичной первичную клеточную стенку (Engels, Lorch, 1981), и некоторыми видами *Penium* указывают на то, что эти переходные между двумя семействами признаки могут быть обнаружены и у последних. Дальнейшие исследования, как молекулярные, так и ультраструктурные, необходимы для того, чтобы установить основные группировки в составе клады *Desmidiaceae/Peniaceae* и определить их таксономический статус. По нашему мнению, сочетание признаков ультраструктуры клеточной стенки в роде *Phymatodocis* позволяет признать его в качестве подсемейства в составе *Desmidiaceae* или даже самостоятельного семейства (см. таблицу). Однако независимый статус *Phymatodocis* пока не поддержан молекулярными данными (Gontcharov et al., 2004; Hall et al., 2008a). Примечателен тот факт, что недавние филогенетические анализы выявили еще 2 вида десмидиевых — *Actinotaenium cruciferum* и *Cosmarium tinctum*

Признаки ультраструктуры клеточной стенки в семействах *Peniaceae, Desmidiaceae* и роде *Phymatodocis*

	Признак	
таксон	сложные поры	полуклетки
Peniaceae	—	—
Phymatodocis	—	+
Desmidiaceae	+	+

Примечание. «+» — присутствие признака, «—» — отсутствие признака.


0.01 замен/нт
100/100/1.00
STD1
multicellular 1
77/84/-
STD2
97/91/1.00
61/56/-
multicellular 2
54/55/-
70/59/0.97
92/85/
0.99
CO4
96/78/
0.99
CO2
C. undulatum
51/-/0.95
CO1
ARTHR
Xanthidium
56/56/0.97
CO3
Xanthidium
96/96/1.00
60/55/
0.99
Euastrum
86/78/
1.00
58/-/-
66/-/-
Micrasterias
Staurastrum
Haplotuenium minutum
54/-/
0.99
omniradiate
74/59/0.96
83/62/0.97
CAP
внешняя группа

1428

Рис. 5. Филогенетическое древо сем. *Desmidiaceae*, основанное на результатах сравнения *rbc*L последовательностей (127 таксонов, 1380 нт, метод максимальной вероятности; поддержка ветвей: метод ближайшего соседа/максимальной простоты/метод Бейеса; Gontcharov, Melkonian, 2008).

В качестве корня использованы 2 вида *Penium*. Толстой линией выделены ветви, получившие 100%-ю поддержку бутстрепа и 1.00 апостериорных вероятностей. Шкала отражает степень дивергенции последовательностей и соответствует 13.8 заменам (1 % длины матрицы). Серым цветом отмечены виды *Cosmarium*, вошедшие в состав разных клад древа. В кладе CO2 показано положение типового вида этого рода — *C. undulatum* (Silva, 1952). Прерывистой линией отмечены кластеры, не получившие бутстреп-поддержки.

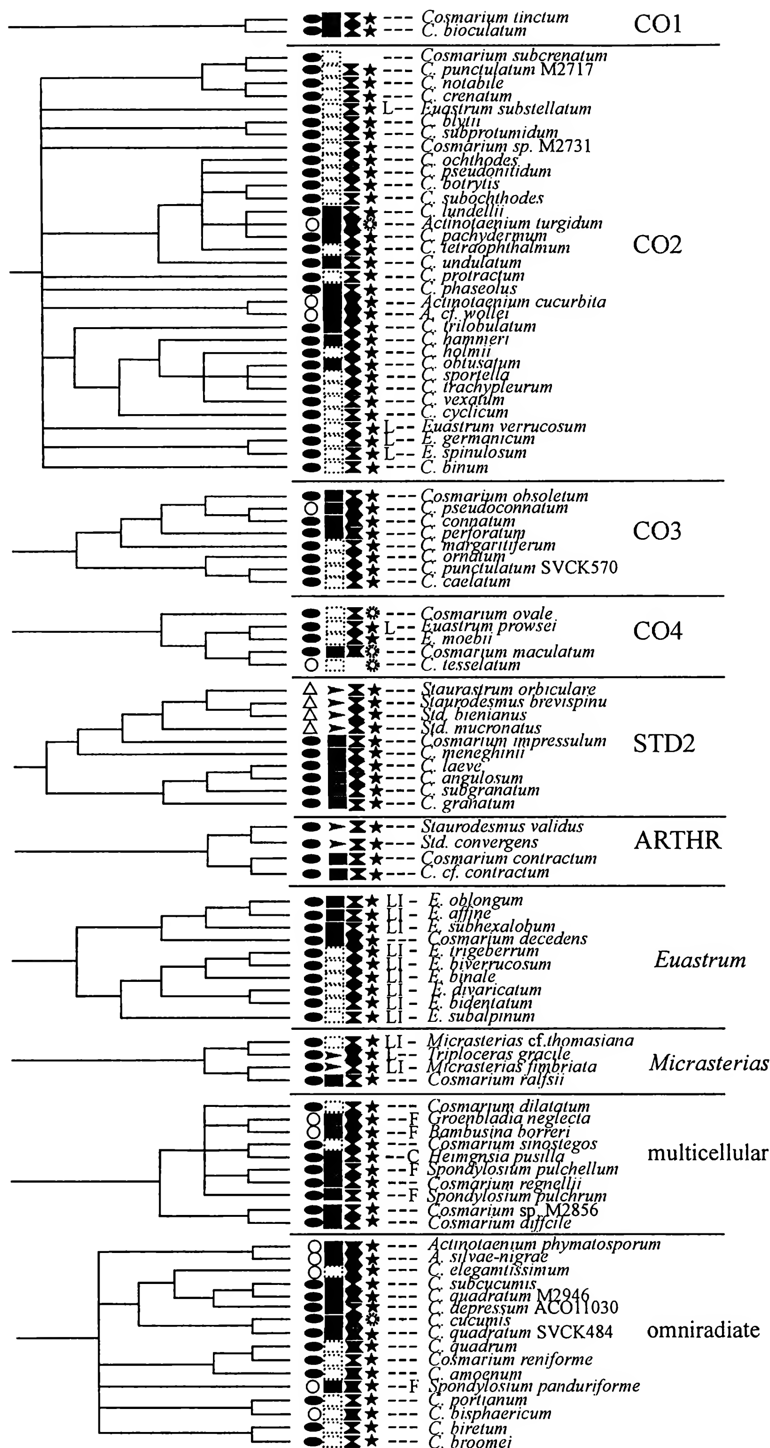
(ошибочно приведен как *C. depressum*), проявляющих близость к мелкоклеточным видам *Penium* (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 5). Секвенирование нескольких штаммов *A. cruciferum*, полученных из различных коллекций, отвергает возможность того, что это неожиданное родство является результатом ошибки в определении вида или при выделении ДНК.

Сестринские отношения между *Desmidiaceae* и *Peniaceae* в целом поддерживают гипотезу E. Teiling (1950, 1952) о том, что предковой формой десмидиевых была омнирадиатная водоросль, имевшая осевые хлоропласты с радиальными пластинами (морфология, типичная для видов *Penium*). Однако картина филогенетических отношений в этой вершинной группе указывает на то, что эволюция морфологических признаков в сем. *Desmidiaceae* проходила сложнее, чем это представлялось ранее. Уже одна из первых ветвей клады десмидиевых — *Phymatodocis nordstedtiana* — характеризуется 4-радиатной клеткой и фуркоидными хлоропластами, по мнению Teiling (1950, 1952), — продвинутыми признаками. Соответственно наследование омнирадиатности и звездообразных хлоропластов — признаков, свойственных многим не всегда родственным видам десмидиевых (см. далее), от предковой формы — сомнительно.

Монофилия родов конъюгат

Большинство родов класса было описано более 100 лет назад, и их концепция практически не изменилась с тех пор. Традиционная систематика признает в составе *Zygnematophyceae* 55—60 родов (см. Приложение), выделяемых преимущественно на основании морфологических признаков, таких как тип организации таллома, форма клетки и полуклетки, тип орнаментации клеточной стенки и в некоторых случаях морфология хлоропластов. Диагнозы ограниченного числа родов зигнемовых учитывают особенности полового размножения (Kadlubowska, 1984; Рундина, 1998).

Многие признаки, используемые в диагнозах, весьма вариабельны и/или встречаются в различных сочетаниях в классе, поэтому эти диагнозы расплывчаты и зачастую перекрываются. В результате в классе трудно найти какой-либо род, естественность которого не ставилась бы под сомнение. Исключительно богатые видами и морфологически гетерогенные роды *Cosmarium*, *Staurastrum* и предположительно близкие им *Xanthidium*, *Staurodesmus* и *Eustrum* — особенно проблематичны (Паламарь-Мордвинцева, 1976а, б, 1982; Brook, 1981; Prescott et al., 1982; Gerrath, 1993; Croasdale et al., 1994). Многочисленные попытки разделить их на меньшие, более «естественные» (морфологически однородные), не увенчались успехом, поскольку новые таксоны оказывались не лучше старых и в конечном итоге не были признаны специалистами (Lenzenweger, 1997; Brook, Johnson, 2002; Gerrath, 2003; Coesel, Meesters, 2007).



Вид сверху: ○ Круглый. ⬬ Эллиптический. △ Треугольный. Клеточная стенка: ■ Гладкая. ⬚ С выростами. Перешеек: ⧗ <1/2 ширины клетки. ⧗ >1/2 ширины клетки. Тип хлоропласта: ★ Осевой. ✵ Постепенный. L-клетка поделена на лопасти: I — вершинная лопасть с вырезом. Многоклеточные: F — нитчатые. C — колониальные.

Уже первые молекулярно-филогенетические анализы подтвердили, что все многовидовые роды конъюгат не монофилетичны и нуждаются в ревизии (Gontcharov et al., 2003, 2004; Moon, Lee, 2003). Кроме того, было обнаружено, что небольшое число видов и относительно невысокое морфологическое разнообразие не могут служить гарантией монофилетичности рода (например, *Spondylosium*, *Desmidiaum*, *Hyalotheca*, *Netrium*, *Cylindrocystis*, *Mesotaenium*) (Gontcharov et al., 2003; Гончаров, 2005; см. также: Hall et al., 2008b). Этот результат был весьма показателен, но все еще предварителен, поскольку выборка таксонов была ограничена, на топологию древа оказали влияние длинные ветви, а использованный маркер (18S рДНК) имел невысокую информативность. Дальнейшие исследования, нацеленные на анализ структуры родов *Staurastrum*, *Staurodesmus* (Gontcharov, Melkonian, 2005; Moon et al., 2005; Moon, Lee, 2007), *Cosmarium* и *Actinotaenium* (Gontcharov, Melkonian, 2008), основанные на больших наборах данных и многих штаммах, полностью подтвердили их полифилетическую природу. В большинстве случаев представители одного рода распределялись между несколькими кладами, не проявлявшими близости друг к другу. Более того, эти клады объединяли виды из нескольких родов. *Cosmarium* особенно примечателен в этом отношении, так как его виды входили в состав 10 высокоустойчивых клад, 6 из которых включали представителей *Staurodesmus*, *Eustrum, Micrasterias* и некоторых родов нитчатых десмидиевых (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 5). Полифилия *Staurodesmus* и *Staurastrum* оказалась менее выражена: представители рода *Staurodesmus* формируют 3 клады на древе конъюгат (2 из них включают также *Cosmarium* spp.), а большинство (20 из 23 исследованных) видов *Staurastrum* образуют высокоустойчивую родовую кладу (Gontcharov, Melkonian, 2005; см. также: Moon et al., 2005; Moon, Lee, 2007). Глубокая дивергенция между большинством клад, объединяющих виды *Cosmarium* и *Staurodesmus*, практически не оставляет надежды на то, что они являются частями соответствующих родовых кластеров.

Искусственность многих морфологически гетерогенных и богатых видами родов десмидиевых была давно очевидна и активно обсуждалась специалистами (Паламарь-Мордвинцева, 1976а, б, 1982; Brook, 1981; Prescott et al., 1982; Gerrath, 1993, 2003; Croasdale et al., 1994). Концепция же рода у саккодермных десмидиевых (традиционное сем. *Mesotaeniaceae*) дискутировалась гораздо реже, вероятно, потому что эта группа остается очень слабо изученной. Поэтому нет ничего удивительного в том, что все 3 основных рода мезотениевых — *Netrium*, *Cylindrocystic* и *Mesotaenium* — также оказались полифилетичными, и каждый распался на 3 линии (Gontcharov et al., 2004). По крайней мере в случае *Netrium* отсутствие близости между этими линиями можно объяснить различиями в морфологии. Каждая отличается числом хлоропластов в клетке (1, 2, 4; рис. 3), связанным с ним положением ядра и особенностями его поведения при делении клетки (Pickett-Heaps, 1975; Jarman, Pickett-Heaps, 1990). Какие признаки отличают независимые ветви *Cylindrocystic* и *Mesotaenium*, остается не ясно. Как уже отмечалось выше, филогенетическая структура порядка *Zygnematales* и клад, на которые он распадается, до конца неизвестна из-за ограниченного набора проанализированных видов и требует

Рис. 6. Распределение морфологических признаков, традиционно используемых для выделения родов десмидиевых (*Desmidiaceae*), в основных кладах семейства (рис. 5).

Порядок ветвления в кладах установлен в бутстреп-анализе методом ближайшего соседа с использованием GTR + I + Г модели эволюции последовательностей. Морфологическая характеристика каждого вида дана по результатам микроскопического изучения штамма.

дальнейшего изучения. Только после того как она будет установлена, сравнительное изучение фенотипических признаков в/и между кладами может пролить свет на эту проблему.

Таким образом, молекулярно-филогенетические исследования установили в классе *Zygnematophyceae*, преимущественно в семействах *Desmidiaceae* и *Mesotaeniaceae*, большое число монофилетичных клад, заслуживающих выделения в самостоятельные роды. Полученные результаты также указывают на то, что некоторые из существующих родов должны быть переведены в синонимы, поскольку являются частью «материнских» родов, из состава которых они были выделены. Например, было показано, что *Genicularia* входит в состав клады *Gonatozygon*, *Sirogonium* включается в кладу *Spirogyra*, а *Spinoclosterium* — в *Closterium* (Gontcharov et al., 2003, 2004; Hall et al., 2008a; см., однако: Drummond et al., 2005). Тем не менее мы полагаем, что большинство из существующих родов конъюгат должно быть сохранено, хотя и с меньшим числом видов.

Процесс эффективного описания новых родов является одной из основных проблем на пути перестройки системы класса *Zygnematophyceae*. Согласно статье 32 МКБН, эффективно описанный таксон должен сопровождаться диагнозом, в котором отражаются признаки, отличающие его от уже существующих. В большинстве групп растений, и конъюгаты не исключение в этом отношении, эти признаки морфологические, редко характеризуют биологию или тонкую структуру организмов. Однако результаты филогенетических анализов указывают на то, что в классе *Zygnematophyceae* морфологические признаки, традиционно используемые для выделения родов, не отражают родство организмов и не могут быть диагностическими. Было показано, что такие признаки, как форма полуклетки, степень радиальности, характеристики поверхности клеточной стенки (гладкая или орнаментированная) и морфология хлоропластов, мозаично встречаются в разных кладах филогенетического древа конъюгат и не могут характеризовать ни одну из них (Gontcharov, Melkonian, 2008; рис. 6). Очевидно, что эти признаки возникали несколько раз независимо в сем. *Desmidiaceae*, а не были унаследованы потомками от одного предка.

Морфологическая гетерогенность большинства новых клад и ограниченность наших знаний об особенностях слагающих их видов не позволяют делать даже предположения о том, какие синапоморфные признаки могут объединять членов этих клад и, как раз более важно для систематики, что отличает эти клады (потенциальные роды) друг от друга и уже существующих таксонов. Остается надеяться, что реконструкция филогении класса *Zygnematophyceae*, пусть даже и предварительная, будет стимулировать сравнительное изучение морфологии, биологии и ультраструктуры конъюгат, которое позволит обнаружить признаки, применимые для диагностицирования родов и более высоких таксонов.

Заключение

Наши знания о филогенетических связях в классе *Zygnematophyceae* остаются фрагментарными после более чем 20 лет изучения молекулярными методами. Для того чтобы окончательно прояснить вопрос монофилии класса, выяснить структуру порядка *Zygnematales*, некоторых семейств и большинства родов конъюгат, необходимы дальнейшие исследования. Молекулярные данные выявили проблему использования таких признаков, как тип организации таллома, морфология хлоропластов, форма клетки, степень радиальности и орнаментация клеточной стенки,

традиционно применявшихся для целей систематики в классе, и убедительно продемонстрировали их гомоплазию. Многие клады, установленные в филогенетических анализах, заслуживают того, чтобы быть признанными в качестве новых родов, однако они не могут быть формально описаны в рамках современной таксономии, основанной преимущественно на морфологии, поскольку фенотипические признаки, отличающие эти клады, неизвестны или же они не отличаются от таковых других клад и родов. Хотя многие штаммы конъюгат доступны для изучения в мировых коллекциях, их число представляет собой всего лишь небольшую часть видов, описанных из природы, и мы уже подошли к тому, когда именно ограниченная выборка таксонов лимитирует прогресс в построении устойчивой филогении класса *Zygnematophyceae*. Новые штаммы, современные исследования их морфологии и дополнительные молекулярные маркеры необходимы для того, чтобы мы смогли восстановить сложный путь эволюции конъюгат и разработать классификационную систему, которая бы адекватно отражала родственные отношения в этой группе.

Благодарности

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 9-04-00270-а и 9-04-00621-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров А. А. Анализ филогенетических связей в классе *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) на основе сравнения нуклеотидных последовательностей 18S рДНК // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 11. С. 518—531.

Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (1). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1952. Т. 2. С. 1—163.

Косинская Е. К. Конъюгаты или сцеплянки (2). Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1960. Т. 5. № 1. 706 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Таксономический анализ рода *Staurastrum* // Укр. бот. журн. 1976а. Т. 33. № 1. С. 183—206.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Новые роды *Desmidiales* // Укр. бот. журн. 1976б. Т. 33. № 4. С. 396—399.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982. 236 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Класс 3. Конъюгаты — *Conjugatophyceae* // Водоросли. Справочник. Киев, 1989. С. 479—502.

Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России. СПб., 1998. 348 с.

Adam Z., Turmel M., Lemieux C., Sankoff D. Common intervals and symmetric difference in a model-free phylogenomics, with an application to streptophyte evolution // J. Comput. Biol. 2007. Vol. 14. N 4. P. 436—445.

Besendahl A., Bhattacharya D. Evolutionary analysis of small-subunit rDNA coding regions and the 1506 group I introns of *Zygnematales* (*Charophyceae, Streptophyta*) // J. Phycol. 1999. Vol. 35. N 10. P. 560—569.

Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. N 1. P. 9—15.

Bhattacharya D., Surek B., Rusing M., Damberger S., Melkonian M. Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of *Zygnematale*s (*Chlorophyta*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. N 21. P. 9916—9920.

Bhattacharya D., Damberger S., Surek B., Melkonian M. Primary and secondary structure analysis of the rDNA group I introns of the *Zygnematales* // Curr. Genet. 1996. Vol. 29. N 2. P. 282—286.

Biebel P. Morphology and life cycles of saccoderm desmids in culture // Beih. Nova Hedwigia. 1975. Vol. 42. N 1. P. 39—57.

Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. 1985. Vol. 1. N 4. P. 369—385.

Bremer K., Humphries C. J., Mishler B. D., Churchill S. P. On cladistic relationships in green plants // Taxon. 1987. Vol. 36. N 22. P. 339—349.

Brook A. J. The biology of desmids. Botanical Monographs. Vol. 16. Oxford, 1981. 276 p.

Brook A. J., Johnson L. R. Order *Zygnemales* / D. M. John, B. A. Whitton, A. J. Brook (eds) / The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge, 2002. P. 479—593.

Cavalier-Smith T. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? // BioSystems 1981. Vol. 14. N 3—4. P. 461—481.

Cech T. R. Conserved sequences and structures of group I introns: building an active site for RNA catalysis // Gene. 1988. Vol. 73. N 2. P. 259—271.

Chapman R. L., Buchheim M. A., Delwiche C. F. et al. Molecular systematics of the green algae / D. E. Soltis, P. S. Soltis, J. J. Doyle (eds). Molecular systematics of plants II: Kluwer Academic, Boston, 1998. P. 508—540.

Coesel P. F. M., Meesters K. J. Desmids of the Lowlands. *Mesotaeniaceae* and *Desmidiaceae* of the European Lowlands. Zeist, 2007. 352 p.

Coleman A. W. ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons // Trends Genet. 2003. Vol. 19. N 7. P. 370—375.

Coleman A. W., Preparata R. M., Mehrotra B., Mai J. C. Derivation of the secondary structure of the ITS-1 transcript in *Volvocales* and its taxonomic correlation // Protist. 1998. Vol. 149. N 1. P. 135—146.

Cranwell P. A. G., Jaworski H. M., Bickley H. M. Hydrocarbons, sterols, esters and fatty acids in six freshwater chlorophytes // Phytochemistry. 1990. Vol. 29. N 1. P. 145—151.

Croasdale H., Flint E. A., Racine M. M. Flora of New Zealand. Freshwater algae, Desmids. Vol. 3. Lincoln, 1994. 218 p.

Denboh T., Hendrayanti D., Ichimura T. Monophyly of the genus *Closterium* and the order *Desmidiales* (*Charophyceae, Chlorophyta*) inferred from nuclear small subunit rDNA data // J. Phycol. 2001. Vol. 37. N 6. P. 1063—1072.

Denboh T., Ichimura T., Hendrayanti D., Coleman A. W. The *Closterium moniliferum-ehrenbergii* (*Charophyceae, Chlorophyta*) species complex viewed from the 1506 group I intron and ITS-2 of nuclear ribosomal DNA // J. Phycol. 2003. Vol. 39. N 5. P. 960—977.

Drummond C. S., Hall J., Karol K. G. et al. Phylogeny of *Spirogyra* and *Sirogonium* (*Zygnematophyceae*) based on *rbc*L sequencedata // J. Phycol. 2005. Vol. 41. N 5. P. 1055—1064.

Dujon B. Group I introns as mobile genetic elements: facts and mechanistic speculations-a review // Gene. 1989. Vol. 82. N 1. P. 91—114.

Engels M., Lorch D. W. Some observations on cell wall structure and taxonomie of *Phymatodocis nordstedtiana* (*Conjugatophyceae, Chlorophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 138. N 2. P. 217—225.

Engler A. Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medizinisch-pharmazeutische Botanik. Eine Übersicht über das gesamte Pflanzenreich mit Berücksichtigung der Medizinal und Nutzpflanzen. Berlin, 1892. 184 p.

Feliner G. N., Rosselly J. A. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA ITS in species-level evolutionary studies in plants // Mol. Phylog. Evol. 2007. Vol. 44. N 2. P. 911—919.

Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Spirogyra.* I. Mitosis // J. Phycol. 1969a. Vol. 5. N 2. P. 240—259.

Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. Cell division in *Spirogyra.* II. Cytokinesis // J. Phycol. 1969b. Vol. 5. N 2. P. 273—281.

Gerrath J. F. The biology of desmids: A decade of progress / F. E. Round, D. J. Chapman (eds). Progress in phycological research. 1993. Vol. 9. P. 79—192. Biopress, Bristol, UK.

Gerrath J. F. Conjugating green algae and desmids / J. D. Wehr, R. G. Sheath (eds). Freshwater algae of North America: Ecology and Classification. San Diego, 2003. P. 353—381.

Gontcharov A. A., Melkonian M. Unusual position of the genus *Spirotaenia* (*Zygnemalophyceae*) among streptophytes revealed by SSU rDNA and rbcL sequence comparisons // Phycologia. 2004. Vol. 43. N 1. P. 105—113.

Gontcharov A. A., Melkonian M. In search of monophyletic taxa in the family *Desmidiaceae* (*Zygnematophyceae, Viridiplantae*) the genus *Cosmarium* Corda ex Ralfs // Amer. J. Bot. 2008. Vol. 95. N 9. P. 1079—1095.

Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny of conjugating green algae (*Zygnemophyceae, Streptophyta*) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // J. Mol. Evol. 2003. Vol. 56. N 1. P. 89—104.

Gontcharov A. A., Marin B., Melkonian M. Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and *rbc*L sequence comparisons in the *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) // Mol. Biol. Evol. 2004. Vol. 21. N 3. P. 612—624.

Gontcharov A. A., Melkonian M. Molecular phylogeny of *Staurastrum* Meyen ex Ralfs and related genera (*Zygnematophyceae, Streptophyta*) based on coding and noncoding rDNA sequence comparisons // J. Phycol. 2005. Vol. 41. N 4. P. 887—899.

Graham L. E. Origin of land plants. New York, 1993. 287 p.
Graham L. E. Green algae to land plants: an evolutionary transition // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. N 3. P. 241—251.
Grolig F. The cytoskeleton of the *Zygnemataceae* / Ed. by D. Menzel. The Cytoskeleton of the Algae: CRC Press Inc., Boca Raton, FL, USA. 1992. P. 165—194.
Hall J. D., Karol K. G., McCourt R. M., Delwiche C. F. Phylogeny of the conjugating green algae based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data // J. Phycol. 2008. Vol. 44. N 2. P. 467—477.
Hall J. D., McCourt R. M., Delwiche C. F. Patterns of cell division in the filamentous Desmidiaceae, close green algal relatives of land plants // Amer. J. Bot. 2008. Vol. 95. N 6. P. 643—654.
Haga M., Ehara J. Observations on vegetative cells and the process of sexual reproduction in *Spirotaenia obscura* Ralfs // Bull. Jap. Soc. Phycol. 1977. Vol. 25. N 1. P. 45—54.
Hillis D. M. Inferring complex phylogenies // Nature. 1996. Vol. 383. N 6596. P. 130—131.
Hori H., Lim B.-L., Osawa S. Evolution of green plants as deduced from 5S rRNA sequences // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 82. N 3. P. 820—823.
Hoshaw R. W., Hilton R. L. Observation on the sexual cycle of the saccoderm desmid *Spirotaenia condensata* // J. Arizona—Nevada Acad. Sci. 1966. Vol. 4. N 1. P. 88—92.
Hoshaw R. W., McCourt R. M. The *Zygnemataceae* (*Chlorophyta*: a twenty-year update of research) // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 10. P. 511—548.
Hoshaw R. W., McCourt R. M., Wang J. C. Phylum *Conjugaphyta* / L. Margulis, J. O. Carliss, M. Melkonian (eds). Handbook of Protoctista. Boston, 1990. P. 119—131.
Jarman M., Pickett-Heaps J. Cell division and nuclear movement in the saccoderm desmid *Netrium interruptum* // Protoplasma. 1990. Vol. 157. N 1. P. 136—143.
Kadlubowska J. Z. Chlorophyta VIII, *Conjugatophyceae* I, *Zygnemata*. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 16. Stuttgart, 1984. 531 S.
Karol K. G., McCourt R. M., Cimino M. T., Delwiche C. F. The closest living relatives of land plants // Science. 2001. Vol. 294. N 5550. P. 2351—2353.
Kenrick P., Crane P. R. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Washington, 1997. 441 p.
Kouwets F. A. C., Coesel P. F. M. Taxonomic revision of the conjugatophycean family *Peniaceae* on the basis of cell wall ultrastructure // J. Phycol. 1984. Vol. 20. N 4. P. 555—562.
Kranz H. D., Huss V. A. R. Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: Evidence from complete 18S rRNA gene sequences // Plant Syst. Evol. 1996. Vol. 202. N 1. P. 1—11.
Lambowitz A. M., Belfort M. Introns as mobile genetic elements // Annu. Rev. Biochem. 1993. Vol. 62. P. 587—622.
Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Österreich. Teil 2. Berlin; Stuttgart, 1997. 216 S.
Lütkemüller J. Die Zellmembranen der Desmidiaceen // Cohns. Beitr. Biol. Pflanzen. 1902. Vol. 8. S. 347—414.
Lewis L. A., McCourt R. M. Green algae and the origin of land plants // Am. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1535—1556.
Mai J. C., Coleman A. W. The internal transcribed spacer 2 exhibits a common secondary structure in green algae and flowering plants // J. Mol. Evol. 1997. Vol. 44. N 3. P. 258—271.
Mattox K. R., Stewart K. D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology / D. E. G. Irvine, D. M. John (eds). The systematics of the green algae. London, 1984. P. 29—72.
McCourt R. M., Delwiche C. F., Karol K. G. Charophyte algae and land plant origins // Trends Ecol. Evol. 2004. Vol. 19. N 12. P. 661—666.
McCourt R. M., Karol K. G., Bell J. et al. Phylogeny of the conjugating green algae (*Zygnemophyceae*) based on *rbc*L sequences // J. Phycol. 2000. Vol. 36. N 4. P. 747—758.
McCourt R. M., Karol K. G., Kaplan S., Hoshaw R. W. Using *rbc*L sequences to test hypotheses of chloroplast and thallus evolution in conjugating green algae (*Zygnematales, Charophyceae*) // J. Phycol. 1995. Vol. 31. N 8. P. 989—995.
Mix M. Die Feinstruktur der Zellwande bei *Mesotaeniaceae* und *Gonatozygaceae* mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der *Conjugatophyceae* und über deren systematischen Wert // Arch. Mikrobiol. 1972. Vol. 81. N 3. P. 197—220.
Moon B., Lee O.-M. A phylogenetic significance of several species from genus *Cosmarium* (*Chlorophyta*) of Korea based on mitochondrial *cox*III gene sequences // Algae. 2003. Vol. 18. N 3. P. 199—206.
Moon B., Lee O.-M. Molecular Phylogeny of the genera *Staurastrum* and *Staurodesmus* (*Zygnematophyceae, Streptophyta*) based on nuclear (18S rDNA) and chloroplast gene (*atp*B) sequences // Algae. 2007. Vol. 22. N 1. P. 1—10.
Moon B., Lim A. S., Ahn J. H. et al. Phylogenetic study of genera *Staurastrum* and *Staurodesmus* (*Zygnemophyceae, Streptophyta*) inferred from atpB sequences // Algae. 2005. Vol. 20. N 4. P. 261—270.

Palla E. Über eine neue, pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten // Ber. Dt. Bot. Ges. 1894. Bd 12. S. 228—236.

Pickett-Heaps J. D. Green algae: Structure, reproduction andevolution in selected genera. Sunderland, 1975. 606 p.

Prescott G. W. Desmids // Bot. Rev. 1948. Vol. 14. P. 644—676.

Prescott G. W., Bicudo C. E., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II. *Desmidiaceae*: Placodermae. Sect. 4. Lincoln, 1982. 700 p.

Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part I: Desmidiales: Saccodermae, Mesotaeniaceae. North American Flora. Series II (6). Bronx, 1972. 84 p.

Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Part II: *Desmidiaceae*: Placodermae. Sect. 1. Lincoln, 1975. 275 p.

Prescott G. W., Croasdale H. T., Vinyard W. C. A synopsis of North American desmids. Section 2(2). *Desmidiaceae, Placodermae.* Lincoln, 1977. 413 p.

Qiu Y.-L., Palmer J. D. Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes // Trends Plant Sci. 1999. Vol. 4. N 1. P. 26—30.

Randhawa M. S. Zygnemaceae. New Delhi, 1959. 478 p.

Round F. E. The taxonomy of the *Chlorophyta.* II // Brit. Phycol. J. 1971. Vol. 6. N 2. P. 235—264.

Růžička J. Die Desmidiaceen Mitteleuropas. Bd 1. Lf 1. Stuttgart, 1977. 291 p.

Saldanha R., Mohr G., Belfort M., Lambowitz A. M. Group I and group II introns // FASEB Journal. 1993. Vol. 7. N 1. P. 15—24.

Shaw J., Lickey E. B., Beck J. T. et al. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 95. N 1. P. 142—166.

Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 3. P. 275—288.

Silva P. C. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method // University of California. Publications in Botany. 1952. Vol. 25. N 4. P. 381—395.

Silva P. C. Names of classes and families of living algae: with special reference to their use in the Index Nominum Genericorum (Plantarum) // Regnum Vegetabile. 1980. Vol. 103. P. 1—56.

Teiling E. Radiation of desmids, its origin and its consequences as regards taxonomy and nomenclature // Bot. Not. 1950. Vol. 103. N 3. P. 299—327.

Teiling E. Evolutionary Studies on the shape of the cell and of the chloroplast in desmids // Bot. Not. 1952. Vol. 3. P. 264—306.

Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunit rRNA gene sequences // J. Phycol. 2002. Vol. 38. N 2. P. 364—375.

Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequences of the charophycean green algae *Staurastrum* and *Zygnema* reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the *Zygnematales* // BMC Biology. 2005. Vol. 3. N 22.

Turmel M., Pombert J. F., Charlebois P. et al. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. N 5. P. 679—689.

Vaucher J. P. Histoires des conferves d'Eaux Douce. Geneva, 1803. 304 p.

West G. S., Fritsch F. E. A treatise on the british freshwater algae. 2nd ed. Cambridge, 1927. 534 p.

West W., West G. S. A monograph of the british *Desmidiaceae.* Vol. 1. London, 1904. 224 p.

Yamagishi T. Classifcation of the *Zygnemataceae* // Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku B. 1963. Vol. 11. N 2. P. 191—210.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Роды *Zygnematophyceae*, их типовой вид и число валидно описанных видов (по: Hoshaw, McCourt, 1988; Gerrath, 1993, с изменениями)

Род	Типовой вид	Число видов
	Zygnemataceae	
Debarya (Wittrock) Transeau 1934	*Debarya glyptosperma* (De Bary) Wittrock	10
Hallasia Rosenvinge 1924	*H. reticulata* (Hallas) Rosenvinge	1
Mougeotia Ag. 1824	*M. genuflexa* (Dillwyn) Ag.	140
Mougeotiopsis Palla 1894	*M. calospora* Palla	1
Pleurodiscus Lagerh 1895*	? *P. borinquinae* Tiffany	1

Род	Типовой вид	Число видов
Temnogametum W. et G. S. West 1897	*T. heterosporum* W. et G. S. West	16
Sirocladium Randhawa 1941	*S. kumaoense* Randhawa	5
Spirogyra Link 1820	*S. porticalis* (O. F. Müller) Cleve	>400
Zygnema Ag. 1817	*Z. cruciatum* (Vaucher) Ag.	139
Zygnemopsis (Skuja) Transeau 1934	*Z. desmidoides* (W. et G. S. West) Transeau	43
Zygogonium Kütz. 1843	*Z. ericetorum* Kütz.	29
	Mesotaeniaceae	
Ancylonema Berggren 1871	*A. nordenskioeldii* Berggern	1
Cylindrocystis Menegh. ex De Bary 1858	*C. brebissonii* (Menegh. ex Ralfs) De Bary	12
Geniculus Prescott 1967	*G. gatunensis* Prescott	1
Mesotaenium Näg. 1849	*M. endlicherianum* Näg.	12
Netrium (Näg.) Itz. et Rothe in Rab. 1856	*N. digitus* (Näg.) Itz. et Rothe in Rab.	10
Roya W. et G. S. West 1896	*R. obtusa* (Bréb.) W. et G. S. West	4
Spirotaenia Bréb. ex Ralfs 1848	*S. condensata* Bréb. ex Ralfs	23
	Gonatozygaceae	
Gonatozygon De Bary 1856	*G. monotaenium* De Bary	11
	Closteriaceae	
Closterium Nitzsch ex Ralfs 1848	*C. lunula* Nitzsch ex Ralfs	190
Spinoclosterium Bernard 1909	*S. curvatum* Bernard	2
	Peniaceae	
Penium Breb. ex Ralfs 1848	*P. margaritaceum* Breb. ex Ralfs	16
	Desmidiaceae	
Actinotaenium (Näg.) Teil. 1954	*A. curtum* (Bréb. ex Ralfs) Teil. ex Ruzicka et Pouzar	50
Allorgeia Gauthier-Lièvre 1958	*A. valiae* Gauthier-Lièvre	2
Amscottia Grönbl. 1954	*A. mira* (Grönbl.) Grönbl.	2
Bambusina Kütz. ex Kütz. 1849	*B. borreri* Delponte	6
Bourrellyodesmus Compére 1976	*B. heimii* Compére	5
Brachytheca Gontcharov et Watanabe 1999	*B. sulcata* Gontcharov et Watanabe	2
Cosmarium Corda ex Ralfs 1848	*C. undulatum* Corda ex Ralfs	>1100
Cosmocladium Bréb. 1956	*C. pulchellum* Bréb.	6
Desmidium Ag. ex Ralfs 1848	*D. swartzii* Ag. ex Ralfs	20
Docidium Bréb. ex Ralfs 1848	*D. baculum* Bréb. ex Ralfs	8
Euastrum Ehr. ex Ralfs 1848	? *E. ansatum* Ehr. ex Ralfs	265
Groenbladia Teil. 1952	*G. neglecta* (Racib.) Teil.	5
Haplotaenium Bando 1988	*H. minutum* (Ralfs) Bando	3
Heimansia Coesel 1993	*H. pusilla* (L. Hilse) Coesel	1
Hyalotheca Ehr. ex Ralfs 1848	*H. mucosa* (Mertens) Ehr. ex Ralfs	6
Ichthyocercus W. et G. S. West 1897	*I. angloensis* W. et G. S. West	6
Ichthyodontium Scott et Prescott 1956	*I. sachlanii* Scott et Prescott	1
Micrasterias Ag. ex Ralfs 1848	*M. furcata* Ag. ex Ralfs	75
Oocardium Näg. 1849	*O. stratum* Näg.	1
Phymatodocis Nordstedt 1877	*P. alternanans* Nordstedt	3—4
Pleurotaenium Näg. 1849	*P. trabecula* (Ehr.) Näg.	50
Prescotiella Bicudo 1976	*P. sudanensis* Bicudo	1

Род	Типовой вид	Число видов
Sphaerozosma Corda ex Ralfs 1848	*S. vertebrtum* Bréb. ex Ralfs	13
Spinocosmarium Prescott et Scott 1942	*S. quadridens* (Wood) Prescott et Scott	2
Spondylosium Bréb. ex Kütz. 1849	S. *depressum* Bréb. ex Kütz.	34
Staurastrum Meyen ex Ralfs 1848	? *S. gracile* Ralfs	800
Staurodesmus Teil. 1948	*S. triangularis* Teil.	100
Streptonema Wallich 1860	*S. trilobatum* Wallich	2
Teilingia Bourrelly 1954	*T. excavata* (Ralfs) Bourrelly	7
Tetmemorus Ralfs 1848	*T. granulatus* Bréb. ex Ralfs	6
Triplastrum Iyengar et Ramanathan 1942	*T. abbreviatum* (W. B. Turner) Iyengar et Ramanathan	3
Triploceras (Bailey ex Ralfs) Bailey 1851	*T. verticillatum* (Bailey ex Ralfs) Bailey	3
Xanthidium Ehr. ex Ralfs 1848	*X. aculeatum* Ehr. ex Ralfs	115

SUMMARY

The conjugates (*Zygnematophyceae*) represent the most species-rich (ca. 4000 species) algal lineage within the *Streptophyta*. Studies using various molecular markers placed the class as one of the crown groups in *Streptophyta* and even suggested a close relationship between the zygnematophycean algae and terrestrial plants. Phenotypic diversity complicates systematics of the class and the relationships between its taxa remain poorly understood. Molecular phylogenetic analyses established a number of clades in the class and revealed a disagreement between the traditional taxonomic structure of *Zygnematophyceae* and the pattern of phylogenetic relationships between the class members. In this paper, an overview of recent advances in our understanding of the phylogeny and classification of conjugating green algae is presented, with emphasis on the major clades established in the class, the clades' structure and polyphyly of some genera. We describe the areas of conflict and agreement between molecular phylogeny and traditional morphology-based taxonomy and stress that phenotypic characters provide little evidence for inferring relationships between taxa even at low taxonomic levels.

УДК 582.542 (57)

© А. П. Сухоруков,[1] К. С. Байков[2]

ЭВОЛЮЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ РОДА *ANABASIS* (*CHENOPODIACEAE*)

A. P. SUKHORUKOV, K. S. BAIKOV. EVOLUTIONARY MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF THE DIAGNOSTIC CHARACTERS IN THE GENUS *ANABASIS* (*CHENOPODIACEAE*)

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет
E-mail: suchor@mail.ru
[2] Институт почвоведения и агрохимии СО РАН
630099 Новосибирск, ул. Советская, 18
E-mail: kbaikov@mail,ru
Поступила 23.04.2008
Окончательный вариант получен 19.03.2009

Впервые выполнено моделирование эволюционно-морфологических связей в роде *Anabasis* и близкородственных таксонах с использованием метода SYNAP. Согласно полученной схеме, предковые формы характеризовались одиночными цветками и относительно мелкими плодами. Наиболее близок к исходному предковому типу род *Fredolia*, необходимость выделения которого из *Anabasis* обоснована устойчивым комплексом диагностических признаков (жизненная форма, оригинальное анатомическое строение стебля, срастание основания листьев, форма плода). Основная дивергенция видов рода *Anabasis* началась на базе *Arthrophytum*-морфотипа. Близкие к *Anabasis* роды эволюировали в направлении дивергенции спектра жизненных форм до терофитов и фалерофитов с рядом особенностей в строении однолетних побегов и плодов (роды *Haloxylon*, *Hammada*, *Salsola*, *Girgensohnia*). Становление рода *Anabasis* связано с редукцией листьев до супротивно расположенных влагалищ, увеличением числа слоев эпидермы годичных побегов и ее общей толщины. Показаны наиболее важные морфолого-анатомические признаки, имеющие значение для построения системы рода *Anabasis*. Выделение родов *Esfandiaria* и *Brachylepis* нецелесообразно. Редукция крыловидных выростов на листочках околоцветника у видов, ранее относимых к роду *Brachylepis*, происходила независимо на разных этапах формирования таксонов. Вследствие этого секция *Brachylepis* (≡ gen. *Brachylepis*) представляется сборной группой. Ряд эволюционно продвинутых представителей рода *Anabasis* s.l, составляющих вершину схемы (*A. eripoda*, *A. jaxartica* и *A. turkestanica*), характеризуется жизненной формой «каудексный хамефит», наличием толстой многослойной эпидермы годичных побегов, увеличением числа слоев и мощностью экзокарпия в верхней части плода.

Ключевые слова: *Anabasis*, *Salsoloideae*, эволюционная морфология, систематика, метод SYNAP.

Род *Anabasis* L., описанный К. Линнеем (Linnaeus, 1753), содержит около 28 видов, распространенных в Северной Африке и аридных регионах Евразии. Большинство из них произрастает в пустынях Средней и Передней Азии. Почти все таксоны являются нанофанерофитами и хамефитами, за исключением *A. annua* Bunge (терофит). Представители рода характеризуются мясистыми однолетними побегами с обычно редуцированными или очень короткими, шиловидными, супротивно расположенными листьями, в основании которых имеются многочисленные простые волоски. В конце вегетации или в процессе гербаризации однолетние оси легко рас-

падаются на отдельные метамеры, поэтому такие растения нередко называют «членистыми», подчеркивая характерную особенность этого рода и некоторых других представителей сем. *Chenopodiaceae*. Цветки у *Anabasis* в пазухах листьев одиночные или, реже, собранные по 3 (4), с 2 короткими прицветничками (отсутствующими только у *A. ebracteolata* Korovin ex Botsch.) и пятичленным околоцветником. Его листочки свободные, в двух кругах (3 + 2). Околоцветник при плодах без крыловидных выростов, или листочки наружного (иногда обоих) кругов с хорошо развитыми, вертикально расположенными крыльями. Тычинки в числе 5, чередующиеся со стаминодиями. Плоды округлые или широкоовальные, 2—6 мм диам., с разнообразно окрашенным перикарпием, в верхней половине с водоносной субэпидермальной паренхимой. Завязь содержит один базальный семязачаток. Стилодии в числе 2 (3), свободные или сросшиеся в основании. Семя с пленчатой спермодермой и следами перисперма. Зародыш вертикальный, скрученный на 2—3 оборота, с суббазальным корешком.

Род *Anabasis* относится к подсем. *Salsoloideae* Ulbr., для которого в целом свойственна следующая совокупность признаков: обычно вальковатые или полувальковатые, реже редуцированные до влагалищ листья; особые (преимущественно «сальзолоидный») типы строения листа (Carolin et al., 1975) и C_4-тип фотосинтетического метаболизма (Вознесенская, 1976б; Winter, 1981; Akhani et al., 1997; Jacobs, 2001); отсутствие (или остатки) перисперма и спиральное расположение зародыша в семени (Meyer, 1833). Однако объем всего подсемейства, установленного Ulbrich (1934), и родственные отношения таксонов внутри его остаются спорными (Kadereit et al., 2003).

Объем рода *Anabasis* L.

Объем рода *Anabasis* до сих пор является предметом дискуссий. Род *Brachylepis* описан Мейером (Meyer, 1829) вследствие отсутствия у *B. salsa* C. A. Mey. (тип рода) крыловидных выростов на листочках околоцветника. Немногим позже основан род *Fredolia* Coss. et Durieu (Moquin-Tandon, Cosson, 1862) с одним видом в северной Сахаре (*F. aretioides* Coss. et Durieu), имеющим подушковидную форму роста. Наконец, из Ирана выделен род *Esfandiaria* Charif et Aellen (Aellen, 1952), специфичными признаками которого рассматривались толстые, округлые однолетние побеги, скученные соцветия и вертикальное положение зародыша в семени. Единственный представитель этого рода — *E. calcarea* Charif et Aellen — стал предметом детального изучения в отношении строения вегетативных органов (Bokhari, Wendelbo, 1978). Несмотря на некоторые вариации в анатомическом строении однолетних побегов, авторы в той же работе переместили *Esfandiaria calcarea* в род *Anabasis* (*A. calcarea* (Charif et Aellen) Bokhari et Wendelbo), что было поддержано в дальнейшем (Kühn et al., 1993; Hedge, 1997).

В отношении рода *Brachylepis* C. A. Mey. систематики придерживались диаметрально противоположных позиций. Некоторые авторы, преимущественно XIX—первой половины XX в. (Moquin-Tandon, 1840, 1849; Fenzl, 1851; Bunge, 1862; Ulbrich, 1934; Aellen, 1949), допускали его самостоятельность. Так, Васильева (1977) наряду с выраженностью крыловидных выростов на околоцветнике (присутствующих у *Anabasis* и отсутствующих у *Brachylepis*) указала еще несколько отличий в строении репродуктивной сферы между казахстанскими представителями этих родов (форма рылец, соотношение длины между околоцветником/тычинками и околоцветником/плодом). В крупных флористических или таксономических обра-

ботках род *Brachylepis* включался в состав рода *Anabasis* (Volkens, 1893; Ильин, 1936; Kühn et al., 1993; Гусев, 1996; Hedge, 1997).

Новейшие результаты молекулярных исследований ряда таксонов из подсем. *Salsoloideae* (Akhani et al., 2007), в том числе 7 видов рода *Anabasis* (*A. aphylla* L., *A. calcarea* (Charif et Aellen) Bokhari et Wendelbo, *A. haussknechtii* Bunge ex Boiss., *A. jaxartica* (Bunge) Benth. ex Volkens, *A. eriopoda* (Schrenk) Volkens, *A. eugeniae* Iljin, *A. setifera* Moq.), свидетельствуют об их монофилетичном происхождении, за исключением последнего таксона, который оказался наиболее близким к некоторым представителям рода *Salsola* и вследствие этого переведен в его состав (≡ *Salsola setifera* Akhani, nom. invalid., non Lag.).

Сравнительное карпологическое изучение 22 видов рода *Anabasis* s. l. и ряда близкородственных таксонов из подсем. *Salsoloideae* не выявило принципиальных отличий в строении репродуктивных органов *Anabasis* s. str., *Brachylepis* и *Esfandiaria* (Sukhorukov, 2008). Однако 2 вида — *A. annua* и *A. setifera* — проявляют по морфологии плода и иным признакам некоторую обособленность от остальных видов рода. Ряд морфолого-анатомических (Hauri, 1912; Killian, 1930; Sukhorukov, 2008) и биохимических (Ramaut et al., 1984) особенностей позволяет считать оправданным выделение рода *Fredolia* Coss. Et Durieu.

Таким образом, за таксономическую основу настоящего исследования мы приняли концепцию широкого понимания объема рода *Anabasis* (incl. gen. *Brachylepis*, *Esfandiaria*).

Систематические признаки в роде *Anabasis*

Систематика представителей рода до сих пор строится исключительно на различной комбинации нескольких морфологических признаков. К их числу относятся: бороздчатость или ребристость стебля, степень выраженности листьев, число цветков в пазухе прицветников, наличие или отсутствие прицветничков, а также папилл на плоде (Moquin-Tandon, Cosson, 1857; Bunge, 1862; Ulbrich, 1934; Коровин, 1935;[1] Ильин, 1936; Пратов, 1976; Васильева, 1977; Bokhari, Wendelbo, 1978). Признаваемые в настоящее время виды рода распределяются по следующим секциям: sect. *Anabasis* (*A. africana* Murb. ex H. Lindb., *A. aphylla* L., *A. brachiata* Fisch. et C. A. Mey., *A. cretacea* Pall., *A. elatior* (C. A. Mey.) Schischk., *A. ferganica* Drob., *A. haussknechtii* Bunge ex Boiss., *A. jaxartica* (Bunge) Benth., *A. tianschanica* Botsch., *A. truncata* (Schrenk) Bunge, *A. turkestanica* Korovin et Iljin), sect. *Adenophora* Iljin (*A. pelliotii* Danguy, *A. brevifolia* C. A. Mey., *A. turgaica* Iljin et Krasch.), sect. *Ebracteolatae* Pratov (*A. ebracteolata* Korovin ex Botsch.), sect. *Brachylepis* (C. A. Mey.) Bunge (*A. eriopoda* (Schrenk) Benth., *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth.), sect. *Esfandiaria* (Charif et Aellen) Bokhari et Wendelbo (E. calcarea (Charif et Aellen) Bokhari et Wendelbo), sect. *Setifera* Ulbrich (*A. annua* Bunge, *A. setifera* Moq.). Однако ограниченный набор используемых признаков придает существующей системе провизорный характер. Неопределенное положение в системе рода занимают *A. articulata* (Forsk.) Moq., *A. eugeniae* Iljin, *A. oropediorum* Maire и *A. prostrata* Pomel.

Цель данного исследования заключалась в моделировании эволюционно-морфологических отношений видов в роде *Anabasis* и близких к нему таксонах. Для этого было необходимо решить несколько частных задач: 1) выявить комплекс морфологических и анатомических признаков, имеющих значение для оценки эво-

---

[1] Система рода *Anabasis*, предложенная Е. П. Коровиным, не может считаться валидной на основании отсутствия типификации и латинских названий описанных им таксонов (Briquet, 1935).

люционных связей как внутри рода, так и с близкими родами; 2) определить направление эволюции таксономически значимых признаков, описать их в форме элементарных эволюционных векторов, проверить на совместимость друг с другом; 3) построить вероятную модель эволюционно-морфологических связей рода *Anabasis* и близких к нему родов, описать основные этапы, установить реверсии, определить параллельные линии развития.

Материал и методика

Для морфолого-анатомического исследования привлечено 22 вида рода *Anabasis*. В качестве внешней группы исследован ряд родственных таксонов из подсем. *Salsoloideae*: *Fredolia* Coss. et Durieu, *Girnensohnia* Bunge ex Fenzl, *Hammada* Iljin, *Arthrophytum* Schrenk, *Salsola* L., *Seidlitzia* Bunge, *Haloxylon* Bunge. Материал для исследования, фиксированный в 70%-м растворе этилового спирта, собран первым автором на юго-востоке Европейской России, в Казахстане, Узбекистане и восточной части Средиземноморья (Израиль, Кипр). Материал по некоторым таксонам изучен в гербарных фондах B, P, LE, MW, TASH. Список изученных образцов представлен в работе по исследованию структуры плодов (Sukhorukov, 2008). Анатомические срезы однолетних побегов (3—4-е междоузлие снизу и под соцветием) и плодов сделаны от руки или на микротоме; в последнем случае материал последовательно обработан в водных растворах этилового спирта в разных концентрациях, затем смесях спирт-хлороформ и чистом хлороформе по стандартной методике (Барыкина и др., 2004). При этом обнаружено, что толщина и число слоев эпидермы не зависят от топографии срезов. Толщину и число слоев экзокарпия учитывали по срезам, сделанным в верхней трети плода (Sukhorukov, 2008). Для окрашивания тканей использованы 0.2%-й водный раствор толуидина синего и спиртовой раствор Судана IV. Реакция на одревеснение проведена с помощью флороглюцина и соляной кислоты. Ультраскульптура поверхности перикарпия изучена на СЭМ (JSM-6380 LA).

Анализ эволюционно-морфологических отношений видов рода *Anabasis* L. и близких к нему родов проведен по методу SYNAP (Байков, 1996а, 1996б, 1997, 1999а, 1999б) с использованием компьютерной программы SYNAP (Baikov, Zverev, 2000), версия 5.0 (2005 г.). Моделирование эволюционно-морфологических связей выполнено общим массивом данных, без разделения таксонов по родовому признаку.

Результаты исследования

Морфолого-анатомические признаки видов рода *Anabasis*

Наиболее важными для диагностики и систематики видов рода *Anabasis* s. l. представляются следующие группы морфолого-анатомических признаков.

1. *Жизненная форма* (нанофанерофиты, хамефиты, каудексные хамефиты, терофиты).

2. *Признаки строения вегетативной сферы.* В этой группе наряду с некоторыми макроморфологическими признаками большое значение имеют анатомические особенности структуры однолетних побегов: толщина и число слоев эпидермы, наличие гиподермы. Накопленные частные данные по строению эпидермальных по-

кровов годичных побегов довольно обширны (Olufsen, 1912; Келлер, 1931; Рожановский, 1952; Клышев, 1961; Fahn, Dembo, 1964; Тутаюк, Халилова, 1967; Вознесенская, 1976а, б; Bokhari, Wendelbo, 1978; Мусаева, 1979; Бутник и др., 1991, 2001; Smail-Saadoun, 2005; Барыкина, Чубатова, 2005; Ghadi et al., 2006). Вместе с тем признаки строения эпидермы впервые приводятся в настоящей статье для *A. africana*, *A. brevifolia*, *A. ferganica, A. jaxartica, A. oropediorum*, *A. pelliotii*, *A. prostrata*, *A. tianschanica*, *A. truncata*, *A. turkestanica*, а также *Hammada leptoclada*, *Arithrophytum balchaschense* и недавно описанного нового вида *Girgensohnia bungeana* (Sukhorukov, 2007).

3. Строение репродуктивной сферы, в частности особенности структуры наружной эпидермы перикарпия (Sukhorukov, 2008).

В дополнение к указанным позициям мы учли ряд *хорологических особенностей* представителей рода, переработанных нами с учетом более ранних исследований (Ильин, 1946; Махмудова, 1990; Heller, Heyn, 1994). Изученные признаки сведены в табл. 1.

Несмотря на то что основные результаты будут даны после интерпретации полученных в таблице данных методом SYNAP, представляется возможным подтвердить самостоятельность *Anabasis ferganica* и *A. annua* (Пратов, 1972), ранее отнесенных в синонимы соответственно к *A. turkestanica* (Кинзикаева, 1964; Черепанов, 1995) и *A. setifera* (Hedge, 1997).

Моделирование эволюционно-морфологических отношений

Для моделирования эволюционно-морфологических отношений видов представителей рода *Anabasis* были выбраны 35 вектор-признаков. Вектор-признаки по определению позволяют описать элементарные эволюционные преобразования (Байков, 2004). Их набор охватывает наиболее существенные события в истории формирования данной группы. Изменение некоторых признаков (увеличение слоев внешней эпидермы стебля, редукция листьев, толщина экзокарпия) дано в виде последовательно меняющихся и логически завершающихся стадий (к примеру, преобразование 1-слойной эпидермы в 2-слойную, из 2-слойной — в 3- или 4-слойную и т. д.).

Принятые здесь направления эволюционных векторов рассматриваются как нуль-гипотезы (Neff, 1986; Павлинов, 1989, 1990) и требуют дополнительных пояснений.

1. Хамефит → фанерофит. Жизненная форма неспециализированного хамефита принята в качестве исходной для исследуемой группы (Ильин, 1937). Она характерна для большинства видов рода *Anabasis* и *Hammada*, представителей близкородственного рода *Arthrophytum*, а также *Haloxylon thomsonii.* Древесная жизненная форма в исследуемой группе производная (Арциховский, 1928; Василевская, 1972) и характерна для ограниченного числа таксонов, и в частности для *Haloxylon persicum*.

2. Хамефит → нанофанерофит. Этот вектор-признак, как и предыдущий, подтверждает эволюцию жизненных форм в исследуемой группе от исходной жизненной формы хамефита. Формирование жизненной формы нанофанерофита происходило в роде *Anabasis*, по-видимому, параллельно и затронуло две пары видов разного генезиса, непосредственно связанных с исходным предковым типом рода: *A. africana* — *A. aphylla*, *A. articulata* — *A. oropediorum*.

ТАБЛИЦА 1

Основные морфолого-анатомические и хорологические признаки видов рода *Anabasis*

Вид	Хоротипы	Жизненная форма	Степень ветвления однолетних осей	Наличие бороздок на однолетних осях	Опушенность однолетних осей	Число слоев эпидермы однолетних осей	Толщина эпидермы однолетних осей, мкм	Наличие гиподермы	Выраженность листьев	Наличие прицветничков	Число цветков в пазухе листа	Наличие крыльев на листочках околоцветника и их число	Цвет крыльев	Диаметр плода, мм	Число слоев экзокарпия	Толщина экзокарпия, мкм^2	Папиллы на плоде	Сочность перикарпия
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Anabasis africana	ЮС	н	2—3	—	—	3—4	45—55	+	ре	+	1	+(3)	б	3.5	1	20—37	—	+
A. annua	Т	т	3—4	+	—	1	25—35	—	р	+	3	+(5)	б	2.0—2.7	1	12—25	+	—
A. aphylla	Т	н	2—3	—	—	2—4	35—50	+	ре	+	1	+(3)	б	3.0—3.5	1	30—45	—	+
A. articulata	ЮС	н	1—2	—	—	3—4	50—70	+	ре	+	1	+(5)	к	3.5—4.0	1	13—25	+	+
A. brachiata	Т	хк	3	—	—	>(5) 6	120—170	+	к	+	1	+(5)	к	3.0—4.0	1	40—65	—	+
A. brevifolia	АТ	х	1—2	—	—	2—3	35—45	+	к	+	1	+(5)	к	2.5—3.0	1	12—25	+	+
A. calcarea	Т	хк	2—3	—	—	>6	120—150	+	к	+	1	+(5)	к	3.5—4.0	1	25—40	—	+
A. creatacea	ОС	хк	1	—	—	2—3	50—75	+	ре	+	1	+(3—5)	к	3.3—4.0	1	30—50	—	+
A. ebracteolata	АК	хк	3	—	—	2—3	35—45	+	ре	—	1	—	—	3.0—3.5	1	25—40	+	+
A. elatior	БД	х	2	—	—	2—3	35—50	+	к	+	1	+(3)	к	3.5—4.0	1	35—50(55)	—	+
A. eriopoda	Т	хк	3—4	—	—	2—3	50—65	+	к	+	1	—	—	4.0—6.0	3—4	80—20	—	+
A. ferganica	ТП	хк	3	—	—	>6	77—105	+	ре	+	1	+(5)	к	4.0—5.0	1	30—45	—	+
A. haussknechtii	Т	х	3	—	—	3	37—50	+	ре	+	1	+(3)	б	3.0	1	25—40	—	+
A. jaxartica	ТП	хк	3—4	—	+	>(4) 5	75—100	+	к	+	1	+(5)	к	4.0—6.0	2—3	80—110	—	+
A. oropediorum	ЮС	х	1—2	—	+	2—3	25—40	+	к	+	1	+(5)	к	2.5—3.0	1	25—45	+	+
A. pelliotii	ТП	хк	2—3	—	+	2—3	30—50	+	р	+	1	+(5)	к	4.0—4.5	1	30—45	+	+
A. prostrata	ЮС	х	2	—	—	2—3	55—75	+	ре	+	1	+(5)	к	3.0—3.5	1	12—20	+	+
A. salsa	Т	х	1—2	—	—	2—3	50—62	+	к	+	1	—	—	3.0—3.5	1	25—40	—	+
A. setifera	Т	х	2	+	—	1—2	13—22	+	р	+	3	+(5)	к	2.0—2.5	1	10—15	+	—
A. tianschanica	ТП	хк	1	—	—	(2)3—4	50—75	+	ре	+	1	+(5)	к	3.0—3.5	1	20—35	—	+

A. truncata	АК	хк	2—3	—	—	2—4	60—75	+	ре	+	1	+(5)	к	2.5—3.0	1	20—45	—	+
A. turkestanica	ТП	хк	3—4	—	—	>6	100—150	+	к	+	1	+(5)	к	3.5—5.0	2—3	75—100	—	+
Fredolia aretioides	СС	хк	1—2	—	—	Чередование одно- и многослойных участков	30—120	+	р	+	1	+(5)	к	2.2—2.8	1	25—50	—	+
Salsola tamariscina	ОС	т	2—3	+	—	1	25—40	+	р	+	1	+(5)	к	2.0—2.5	1	17—25	—	—
Hammada leptoclada	ТП	н	2—3	+	—	1(2)	25—40	+	ре	+	1	+(5)	к	2.0—2.5	1	20—37	—	—
Arthrophytum balchaschense	БД	х	2—3	—	—	1	25—40	+	р	+		+(5)	к	2.0—2.5	1	25—45	—	+
Girgensohnia bungeana	Т	т	3—4	—	+	1	7—17	—	р	+	1	+(3)	б	2.8—3.2	1	7—12	+	—
Haloxylon persicum	Т	ф	1—2	—	—	2	25—40	+	ре	+	1	+(5)	б	3.0—3.5	1	12—25	—	—
H. thomsonii	Л	х	2—3	+	+	1	10—20	+	р	+	1	+(5)	к	2.5—3.0	1	12—20	—	—

Примечание. **Хоротипы**: ОС — опустыненные степи Азии (от р. Урал на западе до оз. Балхаш на востоке); АК — равнинные степи Арала и Каракумов; БД — равнинные пустыни Балхаша и Джунгарии; АТ — горные пустыни Алтая и Тарбагатая; ТП — горные пустыни Тяшь-Шаня и/или Памира; Т — пустыни Турана; ЮС — Южносредиземноморский; СС — пустыни северной Сахары; Л — горные пустыни Ладаха. **Жизненная форма**: н — нанофанерофит; х — хамефит неспециализированный; хк — хамефит каудексный; хп — хамефит подушковидный; т — терофит; ф — фанерофит. **Листья**: к — короткие, длиной до 0.8 см; р — развитые, хорошо заметные, длиной от 1 см; ре — редуцированные, представленные влагалищами. **Цвет крыльев на листочках околоцветника**: б — белый или желтовато-белый, иногда розоватый; к — красный (впоследствии переходящий в бурый).

[2] По срезам в верхней части плода, без учета высоты папилл (если имеются).

3. Хамефит → каудексный хамефит. Данный вектор описывает вероятную гипотезу возникновения жизненной формы многоглавого каудексного хамефита на основе неспециализированного хамефита. Жизненная форма каудексного хамефита в подсем. *Salsoloideae* встречается только в роде *Anabasis* и связана с укорочением междоузлий на нижних участках годичных побегов (Пайзиева, Атамуратов, 1989). При этом она характерна для многих наиболее эволюционно продвинутых видов и может рассматриваться как хороший диагностический признак секционного ранга.

4. Хамефит → подушковидный хамефит. Подушковидный хамефит представляет собой высокоспециализированную жизненную форму полудревесных растений (Волков, 2003). В сем. *Chenopodiaceae* к числу плотноподушковидных растений относится род *Fredolia* (1 вид), а к рыхлоподушковидным — *Nanophyton* (8 видов).

5. Хамефит → терофит. Этот вектор описывает возникновение вторичной жизненной формы терофита на основе общей исходной формы неспециализированного хамефита. В роде *Anabasis* к категории терофитов относится только 1 вид — *A. annua*, однако в подсем. *Salsoloideae* их существенно больше (в частности, *Salsola tamariscina* и *Girgensohnia bungeana*).

6. Однолетние оси имеют 1—2 порядка ветвления → простые. Как облигатный признак простые однолетние оси в пределах подсемейства встречаются только в роде *Anabasis* (*A. cretacea* и *A. tianschanica*).

7. Однолетние оси имеют 1—2 порядка ветвления → 2—3 порядка ветвления. Направление данного вектора определяет основную тенденцию в эволюции ветвления однолетних осей. Однолетние оси с 2—3 порядками ветвления характерны для большинства видов рода *Anabasis*, а также *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Arthrophytum balchaschense*, *Haloxylon thomsonii*.

8. Однолетние оси имеют 2—3 порядка ветвления → 3—4 порядка ветвления. Направление данного вектора завершает основную тенденцию в эволюции ветвления однолетних осей до 3—4 порядка (*Anabasis annua*, *A. eriopoda*, *A. jaxartica* и *A. turkastanica*, а также *Girgensohnia bungeana*).

9. Эпидерма однолетних осей 1-слойная → 2-слойная. Данный вектор определяет первый этап в общей тенденции увеличения числа слоев эпидермы, причем 1-слойная эпидерма однолетних осей свойственна не только подавляющему большинству таксонов из подсем. *Salsoloideae*, но и представителям других подсемейств (Fahn, Arzee, 1959; Becker, 1978; Rilke, 1999). 1-слойная эпидерма характерна для *Anabasis annua*, *A. setifera*, *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada, Arthrophytum balchaschense*, *Girgensohnia bungeana* и *Haloxylon thomsonii*. 2-слойная эпидерма свойственна для *Haloxylon persicum*, иногда также встречается у *Hammada leptoclada* и *Anabasis setifera*. Чаще 2-слойная эпидерма комбинируется с 3-слойной (*Anabasis brevifolia*, *A. cretacea*, *A. ebracteolata* и др.).

10. Эпидерма 2-слойная → 3—4-слойная. Данный вектор продолжает общую тенденцию увеличения числа слоев эпидермы. На основе 2-слойной формируется 3—4-слойная эпидерма, которая характерна для многих видов рода *Anabasis* (*A. africana*, *A. articulata*, *A. tianschanica* и др.). По данному вектору наблюдается значительный полиморфизм, когда у вида встречается одновременно 2-, 3- и 4-слойная эпидерма (*Anabasis aphylla*, *A. brevifolia*, *A. cretaea* и др.).

11. Эпидерма 3—4-слойная → 5—6 (8)-слойная. Данный вектор завершает общую тенденцию увеличения числа слоев эпидермы до 5—6 (8) рядов клеток (*Anabasis brachiata*, *A. calcarea*, и *A. turkestanica*).

12. Стебель голый → опушенный. Направление данного вектора соответствует допущению возникновения трихом из клеток однородной эпидермы. Голый

стебель (за исключением наличия многоклеточных простых волосков в пазухах листьев) характерен для большинства видов рода *Anabasis*, а также *Fredolia aretioides*, *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Arthrophytum balchaschense* и (факультативно) *Haloxylon thomsonii* и *Anabasis jaxartica*. Облигатное опушение однолетних осей встречается у *A. oropediorum* (очень мелкие, едва заметные при небольшом увеличении сосочки), *A. pelliotii*, *Girgensohnia hungeana*.

13. Эпидерма однолетних побегов 25—50 мкм толщ. → 12—25 мкм толщ. Редкая тенденция в сторону уменьшения толщины эпидермы, отмеченная у *Anabasis setifera*, *Girensonia bungeana* и *Haloxylon thomsonii*.

14. Эпидерма однолетних побегов 25—50 мкм толщ. → 50—75 мкм толщ. Данный вектор определяет первый этап основной тенденции увеличения толщины эпидермы. Эпидерма 25—50 мкм толщ. характерна для многих видов рода *Anabases* (*A. africana*, *A. annua*, *A. aphylla* и др.), а также *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Arthrophytum balchaschense* и *Haloxylon persicum*. Эпидерма 50—75 мкм толщ. выявлена у некоторых видов рода *Anabasis* (*A. articulata*, *A. cretacea*, *A. eriopoda* и др.). Для *Fredolia aretioides* характерна самая широкая в исследованной группе изменчивость толщины эпидермы (полиморфизм по векторам 14, 15 и 16): от 30 (1-слойные участки) до 120 мкм (многослойные участки стебля).

15. Эпидерма однолетних побегов 50—75 мкм толщ. → 75—100 мкм толщ. Дальнейшее утолщение эпидермы до 75—100 мкм выявлено у *Anabasis ferganica* и *A. jaxartica*.

16. Эпидерма однолетних побегов 75—100 мкм толщ. → 100—150 мкм толщ. Данный вектор описывает последний этап утолщения эпидермы. Эпидерма свыше 100 мкм толщ. встречается у некоторых видов рода *Anabasis*: *A. brachiata*, *A. calcarea*, *A. turkestanica*. Эпидерма у видов, описанных векторами 15 и 16, имеет 5 и более слоев клеток.

17. Стебель округлый или ребристый → бороздчатый. Появление бороздок на исходно округлых или ребристых стеблях отмечено у 2 видов рода *Anabasis* (*A. annua*, *A. setifera*), *Girgensohnia bungea* и *Haloxylon thomsonii*.

18. Гиподерма в однолетних осях имеется → отсутствует. У большинства видов исследованной группы гиподерма имеется, что рассматривается как исходный признак в подсем. *Salsoloideae* (Бутник, 1977). Ее отсутствие наблюдается только у *Anabasis annua* к *Girgensohnia bungeana*.

19. Листья более или менее развитые, свыше 8 мм дл. → шиловидные или треугольные, до 8 мм дл. Данный вектор описывает первый этап редукции листьев. Более или менее развитые листья длиной свыше 8 мм характерны для некоторых видов рода *Anabasis* (*A. annua*, *A. pelliotii*, *A. setifera*), а также *Fredolia aretioides*, *Salsola tamariscina*, *Arthrophytum balchaschense*, *Girgensohnia bungeana, Haloxylon thomsonii*. На их основе в результате редукционных процессов сформировались шиловидные или треугольные листья до 8 мм дл. Они характерны для некоторых видов рода *Anabasis* (*A. brachiata*, *A. brevifolia*, *A. calcarea* и др.).

20. Листья шиловидные или треугольные, до 8 мм дл. → редуцированы до листовых влагалищ. У большинства представителей исследованной группы листья (кроме листьев на проростках: см.: Лейсле, 1949) редуцированы до листовых влагалищ: как многие виды *Anabasis*, так и некоторые другие представители (*Hammada leptoclada*, *Haloxylon persicum*).

21. Прицветнички имеются → отсутствуют. Наличие прицветничков является одной из характерных особенностей всего подсем. *Salsoloideae*; их редукция — крайне редкое явление, выявленное у единственного вида — *Anabasis ebracteolata*.

22. Цветки по 3 → одиночные. Дихазиальные парциальные соцветия свойственны большинству представителей семейства (Urmi-König, 1981; Кондорская, 1984). В исследуемой группе дихазии встречаются у двух видов рода *Anabasis* (*A. annua* и *A. setifera*). Одиночные цветки в пазухах прицветных листьев рассматриваются нами, таким образом, как приобретенный признак.

23. Придаток пыльника более 0.2 мм дл. → короткий, до 0.1 мм дл., или отсутствует. У большинства видов исследованной группы придаток пыльника короткий, до 0.1 мм дл., или отсутствует. Придаток пыльника более 0.2 мм дл. характерен для *Fredolia aretioides*, *Girgensohnia bungeana* и *Haloxylon persicum*.

24. Крыловидные придатки развиваются на 5 листочках околоцветника → на 3 листочках околоцветника. Крыловидные или бугорчатые придатки на листочках околоцветника свойственны почти всем представителям *Salsoloideae*. Чаще всего такие выросты развиваются на всех 5 листочках. Крылья на 3 листочках околоцветника характерны для пяти видов рода *Anabasis*: *A. africana*, *A. aphylla*, *A. cretacea*, *A. elatior* и *A. haussknechtii*, а также для *Girgensohnia bungeana* (Sukhorukov, 2007). У *A. cretacea* выражен полиморфизм по данному вектору (иногда встречаются крылья на 5 листочках околоцветника, однако 2 внутренних листочка всегда имеют крыловидные придатки меньшего размера).

25. Крылья развиваются на 5 листочках околоцветника → не развиваются (отсутствуют). У трех видов рода *Anabasis* (*A. ebracteolata*, *A. eriopoda* и *A. salsa*) крылья на листочках околоцветника вообще не развиваются.

26. Крылья, окрашенные в красные или бурые тона → крылья белые или желтые. Большинство видов рода *Anabasis* имеет красновато окрашенные (впоследствии буреющие) крылья, за исключением *A. africana*, *A. annua*, *A. aphylla*, *A. hauskechtii* и *A. setifera*.[3] Окрашенные в красные тона крылья характерны также для *Fredolia gretioides*, *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Arthrophytum balschaschense* и *Haloxylon thomsonii*. Желтые или беловатые крылья (обычно без красноватого оттенка) отличают *Girgensohnia bungeana* и *Haloxylon persicum*.

27. Плоды 2.5—4 мм в диам. → 2—2.5 мм в диам. Данный вектор описывает гипотезу возникновения относительно мелких плодов (2—2.5 мм в диам.) на основе плодов средних размеров (2.5—4 мм). Плоды средних размеров встречаются у большинства видов рода *Anabasis*, а также у *Girgensohnia bungeana* и *Haloxylon thomsonii*. Относительно мелкие плоды характерны для *Anabasis annua* и *A. setifera*, а также *Fredolia aretioides*, *Salsola tamariscina*, *Haloxylon persicum*, *Hammada leptoclada* и *Arthrophytum balchaschense*. Уменьшение диаметра плодов у фанерофитов (к примеру, *Haloxylon persicum*) следует связать, очевидно, со значительным увеличением (в десятки раз) числа цветков в соцветии.

28. Плоды 2.5—4 мм в диам. → 4—6 мм в диам. Относительно крупные (4—6 мм в диам.) плоды характерны для *Anabasis eriopoda*, *A. ferganica*, *A. jaxartica*, *A. pelliotii* и *A. turkestanica*.

29. Экзокарпий 1-слойный → 2—4-слойный. У подавляющего большинства представителей *Salsoloideae* внешняя эпидерма перикарпия однослойная. Экзокарпий, состоящий из 2—4-слоев, свойствен только 3 видам рода *Anabasis* (*A. eriopo-*

---

[3] Красноватый оттенок крыльев факультативно может встречаться у этих видов. По сообщению А. Данина, крыловидные выросты на листочках околоцветника часто имеют красноватый оттенок в популяциях *A. setifera* на Синайском п-ове. В Израиле наблюдавшиеся им растения в конце вегетации развивали белые или желтоватые крылья. Однако наблюдения А. П. Сухорукова близ Мертвого моря в 2007 г. показали, что и здесь некоторые растения способны развивать на околоцветнике красновато окрашенные крылья.

da, *A. jaxartica* и *A. turkestanica*) и рассматривается нами как апоморфный признак в подсем. *Salsoloideae* (Sukhorukov, 2008).

30. Экзокарпий 25—50 мкм толщ. → 12—25 мкм толщ. По толщине экзокарпия в исследованной группе выявлена дивергенция исходно среднего по толщине экзокарпия (25—50 мкм) в сторону тонкого (менее 25 мкм) и относительно мощного (более 50 мкм) экзокарпия. Экзокарпий 25—50 мкм толщ. характерен для многих видов рода *Anabasis*, а также *Fredolia aretioides* и *Arthrophytum balchaschense*. Относительно тонкий экзокарпий (12—25 мкм толщ.) встречается у некоторых видов рода *Anabasis* (*A. annua*, *A. articulata*, *A. brevifolia* и др.), а также у *Salsola tamariscina*, *Haloxylon persicum* и *H. thomsonii*.

31. Экзокарпий 12—25 мкм толщ. → 7—12 мкм толщ. Данный вектор описывает завершающий этап крайнего уменьшения толщины экзокарпия (до 7—12 мкм: только *Girgensohnia bungeana*).

32. Экзокарпий 25—50 мкм толщ. → 50—75 мкм толщ. Рассматривается как первый этап утолщения экзокарпия. Относительно толстый экзокарпий (50—75 мкм толщ.) характерен для единственного вида исследованной группы — *Anabasis brachiata*.

33. Экзокарпий 50—75 мкм толщ. → более 75 мкм толщ. Данный вектор завершает тенденцию утолщения экзокарпия. Толстый, свыше 75 мкм, состоящий из нескольких слоев экзокарпий характерен для *Anabasis eriopoda*, *A. jaxartica* и *A. turkestanica*.

34. Папиллы или сосочки на экзокарпии отсутствуют → имеются. Появление папилл в экзокарпии вторично и характерно в основном для представителей рода *Anabasis* (*A. annua*, *A. articulata*, *A. brevifolia* и др.), а также для *Girgensohnia bungeana*.

35. Плод в верхней части сочный → сухой. Сочный в верхней части плод характерен для большинства видов рода *Anabasis* (за исключением *A. annua* и *A. setifera*), а также для *Fredolia aretioides* и *Arthrophytum balchaschanse*. Обводненные в значительно меньшей степени плоды встречаются у *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Girgensohnia bungeana*, *Haloxylon persicum* и *H. thomsonii*.

Моделирование вероятной схемы эволюционно-морфологических отношений

Характеристика видов по описанным выше элементарным эволюционным векторам приведена в табл. 2. Точкой закодирован исходный признак, единицей — новый признак элементарного эволюционного вектора, буквой B (от англ. both — оба) отмечены варианты полиморфизма (одновременное присутствие исходного и нового признаков), буквой M (от англ. missing) показано отсутствие данного вектора. Виды расположены по возрастанию значений индекса потенциальной связи (ИПС), который рассчитан как сумма новых признаков. Названия видов в табл. 2 сокращены до трех первых букв видового эпитета.

С учетом особенностей видообразования и значительного возраста многих видов рода *Anabasis*, для моделирования эволюционно-морфологических отношений по алгоритму SYNAP был выбран эволюционный сценарий, в котором приоритет отдан стабилизации формообразовательных процессов (закрепление ранее возникших признаков в сочетании с политомией, которая более точно, чем дихотомия, моделирует адаптивную радиацию в эволюции группы). Использованы следующие индивидуальные настройки процедуры анализа: оптимизация исходных данных отключена, значение реверсии отрицательное (–1).

ТАБЛИЦА 2

Оптимизированная матрица данных, созданная по методу SYNAP v.5.04

Вектор	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	ИПС
Вес											3				3																	3	3		3	
Fre	.			1	.		.		B	B	B	.	.	B	B	B			.	.	.	1	.	.	.	.	1	.		B					.	3
Art	.		.	.	.		1		.	.		.	.	.		.			.	.	.	1	1	.	.	.	1	.						.	.	4
ela	.		.	.	.		1		1	B		.	.	.		.			1	.	.	1	1	1	.	.	.	.						.	.	6
oro	.		.	.	.		.		1	B		1	.	.		.			1	.	.	1	1	.	.	.	.	.		.				1	.	6
bre	.		.	.	.		.		1	B		.	.	.		.			1	.	.	1	1	.	.	.	B	.		1				1	.	6
sal	.	.	.	.	.		.		1	B		.	.	1		.			1	.	.	1	1	1	1	M	.	.		.				.	.	7
Sal	.	.	.	.	1		1		.	.		.	.	.		.			.	.	.	1	1	.	.	.	1	.		1				.	1	9
aph	.	1	.	.	.		1		1	B		.	.	.		.			1	1	.	1	1	1	.	1	.	.		.				.	.	9
pro	.		.	.	.		1		1	B		.	.	1		.			1	1	.	1	1	.	.	.	.	.		1				1	.	9
Hal	.	.	.	.	.		1		.	.		1	1	.		.			.	.	.	1	1	.	.	.	B	.		1				.	1	9
pel	.	.	1	.	.		1		1	B		1	.	.		.			.	.	.	1	1	.	.	.	.	B		.				1	.	9
afr	.	1	.	.	.	.	1		1	1		.	.	.		.			1	1	.	1	1	1	.	1	.	.		.				.	.	10
art	.	1	.	.	.	.	.		1	1		.	.	1		.			1	1	.	1	1	.		.	.	.		1				1	.	10
hau	.	.	.	.	.	.	1		1	1			.	.		.	.		1	1	.	1	1	1		1	1	.		.					.	10
cre	.		1	.	.	1	.		1	B		.	.	1		.	.		1	1	.	1	1	.				.							.	10
tia	.	.	1	.	.	1	.		1	1		.	.	1		.	.	.	1	1	.	1	1	.			.	.							.	11
tru	.	.	1	.	.	.	1	.	1	1		.	.	1	.	.	.	.	1	1	.	1	1	.	.	.	.	.		.					.	11
Hal	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	1	.	.	.	1	1	.		1				.	1	11
set	.	1	.	.	.	.	1	.	B	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.		1	.			1	1	11
Ham	1	.	.	.	.	.	1	.	B	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	1	1	.	.	.	1	.		B	.			.	1	11
ann	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	1	.	.	1	1	.		1	.	.		1	1	13
ebr	.	.	1	.	.	.	1	.	1	B	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1	1	1	1	M		.		.	.	.		1	.	13
Gir	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	1	.	1		.		1	1	.		1	1	15
cal	.	.	1	.	.		1	.	1	1	1	.		1	1	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.			.			.	.			.	17
bra	.	.	1	.	.		1	.	1	1	1	.		1	1	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.	.		.			.	B			.	17
fer	.	.	1	.	.		1	.	1	1	1	.		1	1	.	.		1	1	.	1	1	.	.	.		1	.		.	.	.		.	18
eri	.	.	1	.	.		1	1	1	B	.	.		1	.	.	.		1	.	.	1	1	1	1	M		1	1			1	1		.	20
jax	.		1	.	.		1	1	1	1	1	1		1	1	.	.		1	.		1	1	.	.			1	1			1	1		.	26
tur	.		1		.		1	1	1	1	1	.		1	1	1	.		1	.		1	1	.	.			1	1			1	1		.	26

Примечание. ИПС — индекс потенциальной связи. Точкой закодирован исходный признак, единицей — новый признак, В — полиморфизм, М — отсутствие вектора.

Последовательные этапы построения схемы вероятных эволюционно-морфологических отношений отражены в пошаговом протоколе анализа (табл. 3). На первом и втором шагах построения схемы сравниваются виды, наиболее примитивные по заданному набору вектор-признаков: *Fredolia aretioides* (ИПС = 3) и *Arthrophytum balchaschense* (ИПС = 4). В случае одновременного присутствия у них одного и того же нового признака, согласно методу SYNAP, принимается, что данный новый признак унаследован ими от ближайшего общего предка, который приобрел новый признак на более ранних этапах эволюции. Их ближайший общий гипотетический предок (медиана) *m01* характеризуется двумя новыми признаками (они отмечены кодом N): **22** (цветки одиночные) и **27** (плоды относительно мелкие, 2—2.5 мм в диам.). Далее с каждым из этих видов отдельно и с медианой *m01* сравнивается один из наиболее примитивных видов рода *Anabasis* — *A. elatior* (ИПС = 6). Для удобства выбора лучшего варианта связывания в методе SYNAP реализована сортировка медиан (вариантов парного сравнения) в порядке убывания значения индекса связи (ИФС в табл. 3). Значение индекса у медианы, объединяющей *A. elatior* с медианой *m01*, равен 1, а лучший показатель связи (максимальный на данном этапе построения схемы, он равен 2) имеет медиана *m02*, соединяющая *A. elatior* с *Arthrophytum balchaschense*. Для нее характерны помимо ранее возникшего (он перекодируется из N в S (Байков, 1999б)) новые признаки **7** (однолетние оси имеют 2—3 порядка ветвления), **23** (придаток пыльника короткий, до 0.1 мм дл., или отсутствует) и реверсия по вектор-признаку **27** (возврат к плодам средних размеров, 2.5—4 мм в диам.). Именно этот вариант лучший, соответственно *A. elatior* присоединяется к схеме выше гипотетического предка *m01*, формируя новую точку ветвления *m02* (см. рисунок).

С этого момента начинается основная дивергенция исследованных видов. Основную, эволюционно более молодую группу составляют виды рода *Anabasis* (за исключением *A. annua* и *A. setifera*). Вторая группа, менее специализированная по выбранному набору вектор-признаков, включает *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada*, *Haloxylon persicum* и *H. thomsonii*, *Girgensohnia bungeana*, а также *A. annua* и *A. setifera*. Собственно *Arthrophytum balchaschense* совпадает по своим характеристикам с точкой этой дивергенции. Это доказывает значительный возраст этого таксона и его обособленность от рода *Anabasis*.

На четвертом шаге *Anabasis oropediorum* (ИПС = 6) посредством медианы *m03* присоединяется к *A. elatior*. Эта медиана по набору новых признаков близка к *m02*, но для нее выявлены две реверсии: по вектор-признаку **7** (возврат к однолетним осям с 1—2 порядками ветвления) и **27** (возврат от относительно мелких плодов к плодам средних размеров: 2.5—4 мм в диам.). Дополнительно возникают два новых признака: **9** (эпидерма 2-слойная) и **19** (листья шиловидные или треугольные, до 8 мм дл.). Вектор-признак **10** переходит в полиморфное состояние (эпидерма одновременно и 2-слойная, и 3—4-слойная). Значение индекса связи для медианы *m03* равно 2, поскольку две реверсии снижают его на 2 единицы.

Далее *A. brevijfolia* (ИПС = 6) соединяется с *A. oropediorum*. Медиана *m04* (ИФС = 4) надстраивается над медианой *m03*, при этом уточняется момент реверсии по вектор-признаку **7**: он перемещается выше по схеме, поскольку для *A. elatior* и близких к нему видов характерны однолетние оси с 2—3 порядками ветвления. Данную пару видов отличает дополнительный новый признак **34** (присутствие папилл в экзокарпии).

A. salsa (ИПС = 7) обнаруживает максимальное сходство по новым признакам с *A. elatior*. Медиана *m05* (ИФС = 4) близка к медиане *m04* и характеризуется новым признаком **24** (крылья развиваются на трех листочках околоцветника). Медианы

ТАБЛИЦА 3

Пошаговый протокол моделирования эволюционно-морфологических отношений

Шаг	Объекты		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	ИФС
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	
1	Fre		.			1		.	.	.	B	B	B	.		B	B	B			.	.		1	.	.			1			B					.	3.0
2	Art		.			.		.	1	.	.			.		.		.			.	.		1	1	.			1			.					.	4.0
	Art/Fre	*m01*	.			.		.	.	.	.	.		.		.		.			.	.		N	.	.			N			.					.	2.0
3	ela		.			.		.	1	.	1	B		.		.		.			1	.		1	1	1			.			.					.	6.0
	ela/Art	*m02*	.			.		.	N	.	.	.		.		.		.			.	.		S	N	.			X			.					.	2.0 r
	ela/*m01*		.			.		.	.	.	.	.		.		.		.			.	.		N	.	.			.			.				.	.	1.0
4	oro		.			.		.	.	.	1	B		1		.		.			1	.		1	1	.			.			.				1	.	6.0
	oro/ela	*m03*	.			.		.	X	.	N	B				.		.			N	.		S	S	.			X			.				.	.	2.0 r
5	bre		.					.	.	.	1	B				.		.			1	.		1	1	.		.	B			1				1	.	6.0
	bre/oro	*m04*	.					.	X		S	B				.		.			S	.		S	S	.	.	.	.			.				N	.	4.0 r
	bre/*m03*		.					.	X		N	B				.		.			N	.		S	S	.	.	.	.			.					.	3.0
	bre/ela		.					.	X		S	B				.		.			S	.		S	S	.	.	.	.			.					.	3.0
6	sal		.	.				.	.		1	B			.	1		.			1	.		1	1	1	1	M	.			.					.	7.0
	sal/ela	*m05*	.	.				.	X		S	B			.	.		.			S	.		S	S	N	.	M	.			.				.	.	4.0 r
	sal/*m04*		.	.			.	.	X	.	S	B			.	.		.			S	.		S	S	.	.	M	.			.				.	.	3.0
	sal/oro		.	.			.	.	.	.	S	B			.	.		.			S	.		S	S	.	.	M				.				X	.	3.0
	sal/bre		.	.			.	.	.	.	S	B			.	.		.			S	.		S	S	.	.	M	.			.				X	.	3.0
7	Sal		.	.			1	.	1	.	.	.		.	.	.		.			.	.		1	1	.	.		1			1				.	1	9.0
	Sal/*m02*	=*m02*	.	.			.	.	N	.	.	.		.	.	.		.			.	.		S	N	.	.		S			.				.	.	4.0
	Sal/*m03*		.	.			.	.	S	.	.	.		.	.	.		.			.	.		S	S	.	.		S			.				.	.	4.0
	Sal/Art		.	.			.	.	S	.	.	.		.	.	.		.			.	.		S	S	.	.	.	S			.				.	.	4.0
8	aph		.	1			.	.	1	.	1	B		.	.	.		.			1	1		1	1	1	.	1	.			.					.	9.0
	aph/*m05*	=*m05*	.	.			.	.	S	.	S	B		.	.	.		.			S	.		S	S	N	.	M	.			.					.	6.0
	aph/ela		.	.			.	.	S	.	S	B		.	.	.		.			S	.		S	S	S	.	.	.			.					.	6.0
	aph/sal		.	.			.	.	S		S	B		.	.	.		.			S	.		S	S	S	.	M	.			.				.	.	6.0
9	pro		.	.			.	.	1		1	B		.	.	1		.			1	1		1	1	.	.	.	.			1				1	.	9.0
	pro/*m04*	=*m04*	.	.			.	.	S		S	B		.	.	.		.			S	.		S	S	.	.	.	.			.				N	.	6.0 r
	pro/*bre*		.				.	.	.		S	B		.	.	.		.			S	.		S	S	.	.	.	.			N				S	.	6.0
10	Hal		.				.	.	1		.	.		1	1	.		.			.	.		1	1	.	.	.	B			1					1	9.0

	Hal/sal	*m06*	.		.	.	.	.	S	.	.	.	.	.	.	.	.	.		S	S				X	.	.	N		N	6.0 r
	Hal/pro		.		.	.	.	.	N	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	N	N				.	.	.	N	.	.	4.0
11	pel		.		1	.	.	.	1	.	1	B	.	1	.	.	.	.	.	1	1				.	B	.		1	.	9.0
	pel/pro	*m07*	.		.	.	.	.	N	.	S	B	.	.	.	.	.	.	.	S	S				.	.	.		S	.	5.0
	pel/oro		.	.	.	.	.	.	.	.	S	B	.	N	.	.	.	X	.	S	S	.		.	.	.	.		S	.	4.0
	pel/*m04*		.	.	.	.	.	.	S	.	S	B	.	.	.	.	.	X	.	S	S	.		.	.	.	.		N	.	4.0
12	afr		.	1	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	1	1	1		1	.		.		.	.	10.0
	afr/aph	*m08*	.	N	.	.	.	.	S	.	S	B	.	.	.	.	.	S	N	S	S	S	.	N	.		.	.	.	.	9.0
	afr/sal		.	.	.	.	.	.	S	.	SB	.	.	.	.	.	.	S	.	S	S	S	.	M	.		.	.		.	6.0
	afr/*m05*		.		.	.	.	.	S	.	S	B	.	.	.	.	.	S	.	S	S	N	.	M	.		.	.		.	6.0
	afr/ela		.	.	.	.	.	.	S	.	S	B	.	.	.	.	.	S	.	S	S	S	.	.	.		.	.	.	.	6.0
13	art		.	1	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1	1	1	1	.	.	.	.		.	1	1	.	10.0
	art/pro	*m09*	.	.	.	.	.	.	X	.	S	B	.	.	N	.	.	N	N	S	S	.	.	.	.		.	N	S	.	7.0 r
	art/bre		.	.	.	.	.	.	.	.	S	B	.	.	.	.	.	S	.	S	S	.	.	.	.		.	N	S	.	6.0
14	hau		.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	1	1	1	.	1	1		.	.	.	.	10.0
	hau/*m08*	*m10*	.	.	.	.	.	.	S	.	S	B	.	.	.	.	.	S	N	S	S	S	.	N	.			.	.	.	8.0
	hau/afr		.	X	.	.	.	.	S	.	S	N	.	.	.	.	.	S	S	S	S	S	.	S	.			.	.	.	8.0
15	cre		.	.	1	.	.	1	.	.	1	B	.	.	1	.	.	1	1	1	1	.	.	.	.			.	.	.	10.0
	cre/*m09*	*m11*	.	.	.	.	.	.	X	.	S	B	.	.	N	.	.	N	N	S	S	.	.	.	.			.	X	.	4.0 r
	cer/pel		.	.	N	.	.	.	X	S	B	.	.	.	.	.	.	.	.	S	S	.	.		.			.	X	.	4.0
16	tia		.	.	1	.	.	1	.	.	1	1	.	.	1	.	.	1	1	1	1	.	.	.	.			.	.	.	11.0
	tia/cre	*m12*	.	.	N	.	.	N	X	.	S	B	.	.	S	.	.	S	S	S	S	.	.	.	.			.	X	.	8.0 r
	tia/*m11*		.	.	.	.	.	.	X	.	S	B	.	.	N	.	.	N	N	S	S	.	.	.	.			.	X	.	4.0
	tia/pel		.	.	N	.	.	.	X	.	S	B.	.	.	.	.	.	.	.	S	S	.	.	.	.			.	X	.	4.0
	tia/art		.	.	.	.	.	.	X	.	S	N	.	.	S	.	.	S	S	S	S	.	.	.	.			X	X	.	4.0
	tia/*m09*		.	.	.	.	.	.	X	.	S	B	.	.	S	.		S	S	S	S	.	.	.	.			.	X	.	4.0
17	tru		.	.	1	.	.	.	1	.	1	1	.	.	1	.		1	1	1	1		.	.	.			.	.	.	11.0
	tru/tia	*m13*	.	.	S	.	.	X	S	.	S	N	.	.	S	.		S	S	S	S		.	.	.			.	.	.	10.0 r
	tru/*m12*		.	.	N	.	.	.	S	.	S	B	.	.	S	.		S	S	S	S		.	.	.			.	X	.	9.0
	tru/cre		.	.	S	.	.	X	S	.	S	B	.	.	S	.		S	S	S	S		.	.	.			.		.	9.0
18	Hal		.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.		1	1	1	.		.	1	1			1		1	11.0
	Hal/*m06*	=*m06*	.	.	.	.	.	.	X	.	.	.	.	.	.	.		.	.	S	X	.	.	.	S			N		N	4.0
	Hal/Hal		.	.	.		.	.	X	.	.	.	.	.	.	.		.	.	S	X	.	.	.	S			S		S	4.0
	Hal/sal		.	.	.		.	.	X	.	.	.	.	.	.	.		.	.	S	X	.	.	.	S			S		S	4.0
	Hal/hau		.	.	.		.	.	X	.	S		.	.	.	.		S	S	S	X	X	.	S	N			.		.	3.0

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Шаг	Объекты		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	ИФС
19	set		.	1				.	1	.	B	.		.	1	.			1		.		.	.	1				1			1				1	1	11.0
	set/Hal	*m14*	.	.			.	.	S		.	.		.	N	.			.		.		.	X	S				S			S	.				S	7.0 r
	set/*m06*		.				.	.	S	.	.	.		.	.	,			.		.		.	X	S	.			S		.	N	.			.	N	6.0
	set/sal		.	.			.	.	S		.	.		.		.			.		.	.	.	X	S	.		.	S			S	.	.	.	.	S	6.0
20	Ham		1	.			.	.	1		B	.				.			1		1	1	.	1	1	.		.	1			B	1	1	1	1	1	11.0
	Ham/Hal	*m15*	N	.			.	.	.	.	B	.				.			.	.	N	N	.	N	.			.	N			B	.	.	.	.	N	8.0
	Ham/*m06*		.	.			.	.	S		.	.				.			.	.				S	S	.		.	S		.	B	.		.	.	N	7.0
21	ann		.	.			1		1	1	.	.				.			1	1	.		.	.	1	.		1	1		.	1			.	1	1	13.0
	ann/*m06*	*m16*	.	.		.	.	.	S		.	.							.	.	.		.	.	S	.		.	N		.	N	.			.	N	7.0
	ann/sal		.	.	.	.	N	.	S		.	.			.	.			.	.	.		.	X	S	.			S			S				.	S	7.0
	ann/set		.	.	.			.	S		.	.	.	.	X	.	.	.	N		.	.	.	X	S	.	.	.	S			S			.	N	S	7.0
22	ebr		.	.	1			.	1		1	B	.	.	.	.	.				1	1	1	1	1	1	1	M	.							S	.	13.0
	ebr/*m12*	*m17*	.	.	N				S		S	B				X	.				S	S	.	S	S		.	M	.							S	.	9.0 r
	ebr/pel		.	.	N		.		S	.	S	B		.	.					.				S	S	.	.	M	.			.	.			S	.	8.0
23	Gir		.				1		1	1				1	1					1				1	.	1		1	.			1	1			1	1	15.0
	Gir/ann	*m18*	.			.	N	.	S	N		.			.					N	.			.	X		.	N	X	.		S			.	N	S	8.0 r
	Gir/set		.						S			.		.	S						.		.	S	X	.			X	.		S				N	S	6.0
	Gir/Hal		.		.			.	S		.	.	.	N	S	.	.	.		.	.		.	S	X	.			X	.		S					S	6.0
24	cal		.		1			.	1		1	1	1			1	1	1		1	.	.	1	1	.							.					.	17.0
	cal/*m13*	=*m13*	.		S			X	S		S	N				S					S	X		S	S												.	8.0
	cal/tia		.		S			X	S		S	S				S					S	X	.	S	S												.	8.0
	cal/tru		.		S			X	S		S	S	.			S	.	.			S	X	.	S	S									.			.	8.0
25	bra		.		1				1		1	1	1			1	1	1			1			1	1									B			.	17.0
	bra/cal	*m19*	.		S			.	S		S	N	N			S	M	M	.		S	.		S	S												.	17.0
	bra/tia		.		S			X	S		S	S				S					S	X	.	S	S												.	8.0
	bra/tru		.		S			X	S		S	S				S					S	X		S	S												.	8.0
	bra/*m13*		.		S		.	X	S		S	N				S					S	X		S	S												.	8.0

26	fer		.		1			1		1	1	1			1	1			1	1		1	1					1							.	18.0
	fer/*m19*	*m20*	.		S			S		S	N	N			S	N	.		S			S	S												.	16.0
	fer/bra		.		S			S		S	S	S			S	S	X	.	S			S	S												.	15.0
	fer/cal		.		S			S	.	S	S	S			S	S	X	.	S			S	S	.	.	.		.	.			.	.		.	15.0
27	eri		.		1			1	1	1	B				1				1			1	1	1	1	M	.	1	1			1	1		.	20.0
	eri/*m20*	*m21*	.		S			S		S	B				S				S	.		S	S	.	.	M	.							.	.	9.0
	eri/ebr		.		S			S		S	B				S				S	X	.	S	S	N	N	M	.							X	.	9.0
	eri/sal		.		.			S	.	S	B	.	.	.	N	.			S			S	S	S	N	M	.	.	.			.	.		.	8.0
28	jax		.		1			1	1	1	1	1	1		1	1			1			1	1			.		1	1			1	1		.	26.0
	jax/eri	*m22*	.		S			S	N	S	B	.			S	.			S			S	S		.	M	.	N	N			N	N		.	18.0
	jax/fer		.		S			S	.	S	S	S			S	S	.		S			S	S				.	N	.			.	.		.	17.0
29	tur		.		1			1	1	1	1	1			1	1	1		1			1	1					1	1			1	1		.	26.0
	tur/jax	*m23*	.		S			S	S	S	N	N			S	N			S			S	S			.		S	S			S	S		.	25.0
	tur/*m22*		.		S			S	N	S	B	.			S				S			S	S		.	M	.	N	N	.	.	N	N		.	18.0
	tur/eri		.		S			S	S	S	B	.			S	.			S			S	S		.	M	.	S	S			S	S		.	18.0
	tur/fer		.	.	S			S		S	S	S			S	S	.		S			S	S				.	N	.			.			.	17.0
	tur/bra		.		S	.	.	S		S	S	S	.		S	S	S		S			S	S									B	.		.	17.0
	tur/cal		.	.	S	.	.	S	.	S	S	S		.	S	S	S		S	.		S	S												.	17.0
	tur/*m19*		.		S			S		S	S	S			S	S	N	.	S	.		S	S	.	.	.									.	17.0

Примечание. Включено взвешивание вектор-признаков. Оставлены комбинации с высоким значением индекса (ИФС). Пояснения в тексте.

—4— *Fredolia aretioides*
—1–p19-p20— m15 —p9-p26-p30— *Haloxylon persicum*
—7–p17–23— *Hammada leptoclada*
m06
—22— —p5— *Salsola tamariscina*
—p30–35— m16
—p13— m14 —p12-r27— *Haloxylon thomsonii*
—p2-p17–r22-p34— *A. setifera*
—p5–p8–18-p26-p34— m18 —p17— *A. annua*
—p12-p13–22-r23-p24-r27–31— *Girgensohnia bungeana*
— *Arthrophytum balchaschense*
—p2— m08 — *aphylla*
—p10— *africana*
—p20-p26— m10
—p10–27— *haussknechtii*
—p24— m05
— *elatior*
—r7–p14-p25— *salsa*
—22—27— m01
—7—23— m02
—p30— m09 — *prostrata*
—p2–r7–p10— *articulata*
— *cretacea*
—p16— m19 — *calcarea*
— *brachiata*
—p10-p11-p15— m20
—p20-p28— *ferganica*
m21
—p24-p25— *eriopoda*
—p8-p28–29–32–33— m22
—p10-p11-p15— m23 —p12— *jaxartica*
—p16— *turkestanica*
—6–r7–r34— m12
—7–p10— m13
—r7— *tianschanica*
—r6— *truncata*
—p9–p19–r27— m03
—p14-p19-p20— m11
—p3— m17
—r14–21–p24-p25— *ebracteolata*
—7— m07
—r7–p34— m04
—p3–p12— *pelliotii*
—p12— *oropediorum*
—p30— *brevifolia*

m03 и *m05* формируют сестринские группы, берущие начало от медианы *m03*. Они фиксируют базальную дивергенцию рода *Anabasis* (за исключением *A. annua* и *A. setifera*).

На следующем этапе моделирования анализируются эволюционно-морфологические связи *Salsola tamariscina* (ИПС = 9). Три варианта связывания имеют равное значение ИФС = 4: с медианами *m02*, *m03*, *Arthrophytum balchaschense*. Предпочтение отдано варианту совмещения точки ответвления от медианы *m02*.

A. aphylla (ИПС = 9) с учетом его комбинации эволюционно значимых признаков присоединяется к медиане *m05*, которая совпадает по признакам с *A. elatior* (ИФС = 6).

A. prostrata (ИПС = 9) благодаря наличию нового признака **34** (папиллы и сосочки на экзокарпии имеются) по правилу политомии присоединяется к ближайшему общему предку *A. brevifolia* и *A. oropediorum* — к медиане *m04*.

На 10-м этапе моделирования анализируются эволюционно-морфологические отношения *Haloxylon thomsonii*. Наиболее вероятный вариант связывания (из ранее введенных таксонов и медиан) по выбранному набору вектор-признаков выявлен с *Salsola tamariscina*. Новая медиана *m06* (ИФС = 6) надстраивается над медианой *m02* и характеризуется новыми признаками **30** (экзокарпии 12—25 мкм толщ.) и **35** (плод в верхней части сухой).

A. pelliotii (ИПС = 9) своей комбинацией эволюционно значимых признаков подтверждает цепочку соединенных медиан *m01—m02—m03—m04*. Из уже рассмотренных таксонов он ближе всего к *A. prostrata*. Их ближайший общий предок по медиане *m07* берет начало от медианы *m04* и отличается новым признаком **7** (однолетние оси имеют 2—3 порядка ветвления). Данный вид обнаруживает сильные эволюционно-морфологические связи также с *A. oropediorum* и медианой *m04*.

Следующий вид *A. africana* (ИПС = 10) вследствие отсутствия нового признака **34** (папиллы на осях и сосочки на экзокарпии) и наличия нового признака **24** (крылья развиваются на трех листочках околоцветника) продолжает линию эволюции рода *Anabasis* через медианы *m03—m05*. Благодаря трем новым признакам (**2** — нанофанерофит, **20** — листья редуцированы до листовых влагалищ, **26** — крылья на листочках околоцветника без красноватого оттенка) он соединяется с *A. aphylla* посредством новой медианы *m08* (ИФС = 9).

A. articulata (ИПС = 10) принадлежит к другой линии формирования рода *Anabasis*. С помощью новой медианы *m09* он соединяется с *A. prostrata*. Новая медиана берет начало от медианы *m07* и характеризуется четырьмя новыми признаками: **14** (эпидерма 50—75 мкм толщ.), **19** и **20** (два этапа последовательной редукции листьев) и **30** (экзокарпий 12—25 мкм толщ.).

Для *A. haussknechtii* (ИПС = 10) выявлены два варианта связывания с максимальным значением ИФС = 8: с *A. africana* и медианой *m08*. Соединение с *A. africana* требует реверсии по вектор-признаку **2**, поскольку *A. haussknechtii* — хамефит, поэтому предпочтение отдано соединению с медианой *m08*. Новая медиана *m10* встраивается между медианами *m05* и *m08*. В результате часть новых признаков (**20** и **26**), ранее выявленных для медианы *m08*, переместилась ниже и характерна для медианы *m10*.

A. cretacea (ИПС=10) на данном этапе моделирования демонстрирует весьма слабые связи с другими представителями рода *Anabasis*. Все варианты его связыва-

---

Модель эволюционно-морфологических связей рода *Anabasis* и близких родов.

Возникновение новых признаков нанесено на фрагменты схемы, номера соответствуют векторам, описанным в тексте. Буквой р отмечены параллелизмы, r — реверсии, m — отсутствие вектора.

ния с построенной моделью требуют реверсии по нескольким вектор-признакам. Наиболее сильны его эволюционно-морфологические связи с медианой *m09* и *A. pelliotii* (ИФС = 4). Предпочтение отдано соединению с медианой *m09* посредством новой медианы *m11*, которая встраивается между медианами *m07* и *m09*. При этом уточнен момент возникновения новых признаков **14, 19, 20,** которые возникли согласованно и раньше, чем новый признак **30**, характерный для медианы *m09*. Поскольку у *A. cretacea* отсутствуют новые признаки **7** и **34**, такое соединение требует двух реверсий.

Следующий вид *A. tianschanica* (ИПС = 11) близок к *A. cretacea* и соединяется с ним через медиану *m12* (ИФС = 8). Новая медиана характеризуется двумя новыми признаками **3** (каудексный хамефит) и **6** (однолетние оси простые), двумя реверсиями по вектор-признакам **7** и **34**.

Близок к *A. tianschanica* следующий вид — *A. truncata* (ИПС = 11). По комбинации признаков он почти совпадает с *A. tianschanica*, соединяясь с ним через медиану *m13*. Новая медиана берет начало от медианы *m12* и характеризуется новым признаком **10** (эпидерма 3—4-слойная). Присоединение *A. truncata* к данной медиане требует реверсии по вектор-признаку **6**.

Далее анализируются вероятные эволюционно-морфологические отношения *Haloxylon persicum* (ИПС = 11). Он слабо связан с предковыми формами рода *Anabasis*, более близок к *Haloxylon thomsonii*, *Salsola tamariscina* и медиане *m06* (ИФС = 4). Его точное положение на схеме будет определено на следующих этапах моделирования.

A. setifera (ИПС = 11) по многим признакам близок к роду *Haloxylon* и показывает максимальное значение по выбранным вектор-признакам с *Haloxylon thomsonii* (ИФС = 7). Новая медиана *m14* берет начало от медианы *m06* и характеризуется новым признаком **13** (эпидерма 12—25 мкм толщ.).

На 20-м шаге моделирования *Hammada leptoclada* (ИПС = 11) соединяется с *Haloxylon persicum* посредством медианы *m15* (ИФС = 8). Новая медиана берет начало от медианы *m06* и характеризуется новыми признаками **1** (фанерофит, уникальный признак), **19** и **20** (два этапа последовательной редукции листьев, параллельная тенденция).

С данной группой по выбранным вектор-признакам связан *A. annua* (ИПС = 13). Через медиану *m16* (ИФС = 7) он встраивается между медианами *m02* и *m06*. В результате уточняется момент возникновения новых признаков **30** и **35**. Так формируется самостоятельная эволюционно-морфологическая линия, сестринская к группе *Salsola tamariscina*, *Hammada leptoclada* и *Haloxylon persicum*, *Haloxylon thomsonii* и *Anabasis setifera*.

A. ebracteolata (ИПС = 13) присоединяется к основной группе рода *Anabasis* через медиану *m17* (ИФС = 9). Новая медиана встраивается между медианами *m11* и *m12*. Она уточняет вероятный момент возникновения нового признака **3**. Присоединение к ней *A. ebracteolata* требует реверсии по вектор-признаку **14** (возврат к эпидерме 25—50 мкм толщ.). Данный вид также близок к *A. pelliotii*.

Эволюционно-морфологические связи *Girgensohnia bungeana* (ИПС = 15) — наиболее тесные с *A. annua*. Их ближайший общий предок — медиана *m18* — характеризуется серией новых признаков: **5** (терофит), **8** (однолетние оси имеют 3—4 порядка ветвления), **18** (гиподерма отсутствует: уникальный признак), **26** (крылья на листочках околоцветника не имеют красноватого оттенка) и **34** (папиллы и сосочки в экзокарпии имеются).

Все оставшиеся виды присоединяются к основной группе рода *Anabasis*, формируя ее верхнюю, эволюционно молодую часть. Так, *A. calcarea* (ИПС = 17) по прави-

лу политомии присоединяется к медиане *m13* (ИФС = 8). Данный вид в сравнении с ранее введенными проявляет значительное родство с *A. tianschanica* и *A. truncata*.

На следующем шаге моделирования к *A. calcarea* присоединяется *A. brachiata* (ИПС = 17). Комбинация его признаков почти совпадает с признаками новой медианы *m19* (ИФС = 17), которая надстраивается над медианой *m13* и характеризуется тремя новыми признаками: **10** (эпидерма 3—4-слойная), **11** (эпидерма состоит из 5—6 и более слоев), **15** (эпидерма 75—100 мкм толщ.) и **16** (эпидерма 100—150 мкм толщ.).

К ним примыкает *A. ferganica* (ИПС = 18), который через медиану *m20* (ИФС = 16) встраивается ниже медианы *m19*. В результате момент возникновения новых признаков уточнен: утолщение эпидермы свыше 100 мкм возникает позднее, у *A. ferganica* его еще нет.

A. eriopoda (ИПС = 20) через медиану *m21* (ИФС = 8) встраивается еще ниже, под медиану *m20*. Новая медиана близка к медиане *m13*, но отличается отсутствием вектор-признака **26**. *A. eriopoda* по выбранным вектор-признакам близок также к *A. ebracteolata*.

Вершину эволюционно-морфологического развития рода *Anabasis* составляют *A. jaxartica* (ИПС = 26) и *A. turkestanica* (ИПС = 26). *A. jaxartica* присоединяется к *A. eriopoda* с помощью медианы *m22* (ИФС = 18), которая характеризуется серией новых признаков: **8** (однолетние оси имеют 3—4 порядка ветвления), **28** (плоды 4—6 мм в диам.), **29** (внешняя эпидерма перикарпия 2—4-слойная, уникальный признак), **32** (экзокарпии 50—75 мкм толщ., уникальный признак) и **33** (экзокарпий более 75 мкм толщ., уникальный признак).

В заключение процедуры моделирования определяется положение на схеме *A. turkestanica*. Он присоединяется к *A. jaxartica* через медиану *m23* (ИФС = 25), которая происходит от медианы *m22* и характеризуется тремя новыми признаками: **10** (эпидерма 3—4-слойная), **11** (эпидерма состоит из 5—6 и более слоев), **15** (эпидерма 75—100 мкм толщ.). Такая серия последовательного возникновения новых признаков **10**, **11** и **15** была выявлена ранее для *A. calcarea* и *A. brachiata*.

Заключение

Согласно выбранным эволюционно-морфологическим признакам, гипотетический общий предок всех рассмотренных таксонов рода *Anabasis* характеризовался одиночными цветками и относительно мелкими плодами. Наиболее близок к исходному предковому типу род *Fredolia* (1 вид). Он достоверно отличается от остальных таксонов комбинацией двух морфологических признаков: однолетние оси имеют 1—2 порядка ветвления, придаток пыльника более 0.2 мм дл. *F. aretioides* проявляет также географическую изолированность от видов рода *Anabasis*, являясь эдификатором каменистых пустынных сообществ северо-западной Сахары. Признак порядков ветвления однолетних осей впоследствии много раз реверсировал, число порядков ветвления то увеличивалось (в эволюционной линии развития *Anabasis annua* и *Girgensohnia bungeana*; *A. eriopoda*, *A. jaxartica* и *A. turkestanica*), то уменьшалось (*Anabasis salsa*; *A. oreopediorum* и *A. brevifolia*; *A. cretacea* и *A. tianschanica*).

Основное расхождение по выбранным вектор-признакам началось на базе *Arthrophytum*-морфотипа. Близкие к *Anabasis* роды эволюционировали в направлении адаптивной радиации по спектру жизненных форм до терофитов и фанерофитов с рядом особенностей в строении однолетних побегов и плодов, в частности редукцией гиподермы и уменьшением диаметра плодов. К этой линии развития, включа-

ющей роды *Haloxylon*, *Hammada*, *Salsola*, *Girgensohnia*, принадлежат также *Anabasis annua* и *A. setifera*.

Основная эволюционно-морфологическая линия развития исследованной группы связана с родом *Anabasis*, происхождение которого парафилетично (*A. annua* и *A. setifera* формировались параллельно и независимо). Его становление связано с редукцией листьев до супротивно расположенных влагалищ, увеличением числа слоев эпидермы годичных побегов и ее общей толщины. Специализация видов рода *Anabasis* происходила в следующих основных направлениях: появление каудексных хамефитов на основе жизненной формы неспециализированного хамефита с одновременным изменением степени ветвления однолетних осей; увеличение числа слоев и мощности эпидермы в однолетних побегах и экзокарпия плодов; редукция прицветничков. Указанные признаки являются новыми в данной линии развития.

Жизненная форма неспециализированного хамефита, мелкие шиловидные листья, отсутствие папилл в экзокарпии плодов характеризуют наиболее примитивную группу рода (*A. elatior*, *A. salsa* и др.). При этом число крыльев на околоцветнике может редуцироваться до 3 или вовсе отсутствовать. Редукция крыловидных выростов на листочках околоцветника у видов, ранее относимых к роду *Brachylepis*, происходила независимо на разных этапах формирования таксонов. Вследствие этого секция *Brachylepis* (род *Brachylepis*) представляется сборной группой.

Некоторые таксоны (*A. calcarea*, *A. eriopoda*, *A. jaxartica*, *A. ferganica* и *A. turkestanica*), сочетающие все возникающие в роде новые признаки (кроме редукции прицветничков), составляют вершину эволюционно-морфологического развития рода.

Эволюционно-морфологическое сходство многих таксонов подтверждается хорологическими данными. Группы *A. aphylla*—*A. africana*—*A. haussknechtii*; *A. elatior*—*A. salsa*; *A. prostrata*—*A. articulata*; *A. cretacea*—*A. tianschanica*—*A. truncate*; *A. brachiata*—*A. calcarea* (≡*Esfandiaria calcarea*); *A. eriopoda*—*A. jaxartica*—*A. turkestanica* характеризуются географически сходными или викарными ареалами. Некоторые таксоны, находящиеся на вершинах эволюционно-морфологической схемы, хорологически изолированы (*A. brevifolia*) и нередко имеют очень ограниченные ареалы (*A. ebracteolata*, *A. pelliotii*).

Проведенное исследование показало, что существующие системы рода *Anabasis* представляются провизорными. Результаты этой работы могут служить дополнительным основанием для новой ревизии, для которой необходимо также привлечение данных молекулярной систематики.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Р. В. Камелину, А. И. Константиновой и Е. В. Мавродиеву за обсуждение материалов настоящей статьи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00877, 08-04-00393).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арциховский В. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола // Тр. прикл. бот., ген. и сел. 1928. Т. 19. № 4. С. 287—358.

Байков К. С. SYNAP — новый алгоритм филогенетических построений // Журн. общ. биол. 1996а. Т. 57. № 2. С. 165—176.

Байков К. С. Реконструкция филогенеза по алгоритму SYNAP // IX Московское совещ. по филогении растений: Матер. совещ. / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1996б. С. 5—8.

Байков К. С. Реконструкция филогенеза как метод изучения биологического разнообразия // Сиб. экол. журн. 1997. № 1. С. 29—33.

Байков К. С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999а. 95 с.

Байков К. С. Логическое моделирование филогении: Проблемы и перспективы (Baikov K. S. Logical modeling of phylogeny: problems and prospects) // Тр. ЗИН РАН. 1999б. Т. 278. С. 45—47 (рус.), 48—52 (англ.).

Байков К. С. Разработка дивергентно-параллельной модели филогенеза полиморфного таксона, основанной на наследовании новых признаков // Сиб. экол. журн. 2004. № 5. С. 653—664.

Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений. М., 2005. 77 с.

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.

Бутник А. А. Об адаптивных признаках листьев маревых // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана / Под ред. Д. К. Саидова. Ташкент, 1977. С. 4—15.

Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Деревья, кустарники. Ташкент, 1991. Т. 1. 148 с.

Бутник А. А., Ашурметов О. Ч., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 2001. Т. 2. 132 с.

Васильева В. К. Особый тип анатомической структуры в семействе *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 1. С. 103—108.

Васильева А. Н. Материалы к систематике ежовников Казахстана // Бот. матер. герб. Бот. ин-та АН КазССР. 1977. Вып. 10. С. 15—23.

Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов семейства *Chenopodiaceae*. I // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 3. С. 342—351.

Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов семейства *Chenopodiaceae*. II // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1546—1557.

Волков И. В. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая. Томск, 2003. 199 с.

Гусев Ю. Д. *Anabasis* // Флора Восточной Европы. Т. 9 / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 1996. С. 91—92.

Ильин М. М. *Chenopodiaceae* // Флора СССР. Т. 6 / Под ред. Б. К. Шишкина. М.; Л., 1936. С. 2—354.

Ильин М. М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии // Сов. ботаника. 1937. № 6. С. 95—109.

Ильин М. М. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1946. Вып. 2. С. 197—256.

Келлер Е. Ф. Строение эпидермиса у различных видов рода *Anabasis* в зависимости от окружающей обстановки // 25 лет научн.-педагогич. и обществ. деятельности Б. А. Келлера / Под ред. А. Я. Гордягина. Воронеж, 1931. С. 62—66.

Кинзикаева Г. К. Критические замечания по систематике некоторых видов буюргуна (*Anabasis* L.) // Изв. Отд. биол. наук АН Таджикской ССР. 1964. Вып. 2 (16). С. 94—95.

Клышев Л. К. Биология *Anabasis aphylla* L. Алма-Ата, 1961. 350 с.

Кондорская В. Р. Особенности строения соцветий трибы *Atripliceae* C. A. Mey. семейства *Chenopodiaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 104—114.

Коровин Е. П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии // Бюл. Среднеазиатск. гос. ун-та. 1935. Т. 20. Вып. 4. С. 183—218.

Лейсле Ф. Ф. К экологии и анатомии галофитов и ксерофитов с редуцированными листьями // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 3. С. 253—266.

Махмудова М. А. О распространении видов рода *Anabasis* L. в СССР // Узб. биол. журн. 1990. № 2. С. 44—46.

Мусаева Ш. С. Сравнительно-анатомическое изучение годичных побегов некоторых видов рода *Anabasis* L. (сем. *Chenopodiaceae*) // Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (*Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Leguminosae*). Ташкент, 1979. С. 63—67.

Павлинов И. Я. Методы кладистики. М., 1989. 116 с.

Павлинов И. Я. Кладистический анализ (Методологические проблемы). М., 1990. 160 с.

Пайзиева С. А., Атамуратов Р. О морфологической природе каудекса *Anabasis eriopoda* (Schrenk) Benth. // Узб. биол. журн. 1989. № 5. С. 31—34.

Пратов У. *Chenopodiaceae* // Конспект флоры Средней Азии / Под ред. А. И. Введенского. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 29—137.

Пратов У. *Anabasis ebracteolata* Korov. ex Botsch. и его положение в системе рода // Узб. биол. журн. 1976. № 3. С. 45—50.

Рожановский С. Ю. Сравнительная ксероморфность основных видов растений Устюрта // Тр. Ин-та бот. АН УзбССР. 1952. Т. 1. С. 69—76.

Тутаюк В. Х., Халилова Ф. Р. Анатомические исследования стебля у некоторых видов ежовника (*Anabasis* L.), произрастающих на Апшероне // Докл. АН Азерб. ССР. 1967. Т. 23. Вып. 2. С. 57—62.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Aellen P. Zur systematischen Stellung von *Girgensohnia fruticulosa* Bunge // Candollea. 1949. Vol. 2. P. 157—162.

Aellen P. Ergebnisse einer botanisch-zoologischen Sammelreise durch den Iran 1948/1949. Botanische Ergebnisse II. *Chenopodiaceae*: *Agriophyllum*, *Esfandiaria*, *Eurotia* // Verh. Naturforsch. Ges. Basel. 1952. Bd 63. P. 253—272.

Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathways in *Chenopodiaceae* from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 206. P. 187—221.

Akhani H., Edwards G., Roalson E. H. Diversification of the old world *Salsoleae* s. l. (*Chenopodiaceae*): Molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. N 6. P. 931—956.

Baikov K. S., Zverev A. A. A new version of SYNAP computer program for logical modeling of phylogeny // Proc. of the 2nd Int. Conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure. Novosibirsk, 2000. Vol. 2. P. 115—117.

Becker D. A. Stem adscission in tumbleweeds of the *Chenopodiaceae*: *Kochia* // Amer. J. Bot. 1978. Vol. 65. N 4. P. 375—383.

Bokhari M. H., Wendelbo P. On anatomy, adaptations to xerophysm and taxonomy of *Anabasis* inclusive *Esfandiaria* (*Chenopodiaceae*) // Bot. Notiser. 1978. Vol. 131. P. 279—292.

Briquet J. (ed.). International rules of botanical nomenclature (IRBN). Jena, 1935. XII + 152 p.

Bunge A. Anabasearum revisio // Изв. Имп. АН. 1862. Сер. 7. Т. 4. № 11. P. 1—102.

Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M. Leaf structure in *Chenopodiaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1975. Vol. 95. P. 226—255.

Fahn A., Arzee T. Vascularization of articulated *Chenopodiaceae* and the nature of their fleshy cortex // Am. J. Bot. 1959. Vol. 46. N 5. P. 330—338.

Fahn A., Dembo N. Structure and development of the epidermis in articulated *Chenopodiaceae* // Isr. J. Bot. 1964. Vol. 13. P. 177—192.

Fenzl E. Salsolaceae [*Chenopodiaceae*] // C. F. Ledebour. Flora Rossica. Vol. 3. Stuttgartiae, 1851. P. 689—853.

Ghadi R. R., Azizian D., Assadi M. Comparative anatomical analysis of stem in four genera of the tribe *Salsoleae*, *Chenopodiaceae* // Iran. J. Bot. 2006. Vol. 12. N 2. P. 169—182.

Hauri H. Anabasis aretioides Moq. et Coss., eine Polsterpflanze der algerischen Sahara // Beih. Bot. Centralbl. 1912. Bd 28. H. 1. S. 323—421.

Hedge I. C. Anabasis, Haloxylon // Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge (Flora Iranica) / Ed. K. H. Rechinger. Graz: Akad. Druck-u. Verlagsanstalt, 1997. Vol. 172. P. 315—326.

Heller D., Heyn C. C. Conspectus Florae Orientalis. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities, 1994. Vol. 9. 171 p.

Jacobs J. W. L. Review of leaf anatomy and ultrastructure in the *Chenopodiaceae* (*Caryophyllales*) // J. Torrey Bot. Soc. 2001. Vol. 128. N 3. P. 236—253.

Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C_4 photosynthesis // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 6. P. 959—986.

Killian C. Anabasis aretioides Coss. et Moq., endemique du Sud Oranais // Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord. 1930. Vol. 30. N 8. P. 422—436.

Kühn U., Bittrich V., Carolin R. et al. *Chenopodiaceae* // The families and genera of vascular plants / Eds K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich. Berlin etc. 1993. Vol. 2. P. 253—281.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Meyer C. A. Brachylepis (Описание) // C. F. Ledebour. Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum, Floram Rossicam, imprimis Altaicam, illustrantes. Londini, etc., 1829. P. 12.

Meyer C. A. Chenopodeae [*Chenopodiaceae*] // C. F. Ledebour. Flora Altaica. Berolini, 1833. Vol. 1. P. 370—417.

Moquin-Tandon A. Chenopodearum monographica enumeratio. Parisiis, 1840. 182 p.

Moquin-Tandon A. Salsolaceae [*Chenopodiaceae*] // A. de Candolle. Prodromus systematis nautralis regni vegetabilis. Parisiis, 1849. Vol. 13 (2). P. 43—219.

Moquin-Tandon A., Cosson E. Note sur l'*Anabasis alopecuroides* // Bull. Soc. Bot. Franc. 1857. Vol. 4. P. 1—4.

Moquin-Tandon A., Cosson E. Description d'une nouvelle espéce *d'Anabasis* // Bull. Soc. Bot. France. 1862. Vol. 9. P. 299—301.
Neff N. A. A rational basis for a priori character weighting // Syst. Zool. 1986. Vol. 35. P. 110—123.
Olufsen O. The 2-nd danish Pamir expedition. Studies on the vegetation of the Transcaspian lowlands. Copenhagen: Nordisk Forlag, 1912. 279 p.
Rmaut J. L., Jadot J., Lewalle d'Ardancourt J. Contribution a l'etude phytochimique de *Fredolia aretioides* Moq. et Coss. // 1-er Colloque Int. Pl. Med. Maroc. Rabat, 1984. P. 121—124.
Rilke S. Revision der Sektion *Salsola* s. l. der Gattung *Salsola* (*Chenopodiaceae*) // Bibl. Bot. 1999. Bd 149. 190 p.
Smail-Saadoun N. Réponce adaptative de l'anatomie des Chénopodiaceés du Sahara algérien à des conditions de vie d'aridité extreme // Secheresse. 2005. Vol. 16. N 2. P. 121—124.
Sukhorukov A. P. Notes on the taxonomy of *Girgensohnia* (*Chenopodiaceae/Amaranthaceae*) // Edinb. J. Bot. 2007. Vol. 64. N 3. P. 317—330.
Sukhorukov A. P. Fruit anatomy of *Anabasis* and some carpological features in the subfamily *Salsoloideae* // Australian Syst. Bot. Vol. 21. N 6. P. 431—442.
Ulbrich E. Chenopodiaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd 16c. / A. Engler, A. Harms. Leipzig, 1934. P. 379—584.
Urmi-Köhig K. Blütentragende Spross-Systeme einiger *Chenopodiaceae* // Diss. Bot. 1981. Bd 63. P. 1—114.
Volkens G. Chenopodiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd 3. 1a. Leipzig, 1893. P. 36—91.
Winter K. C_4 plants of high biomass in arid regions of Asia — Occurence of C_4 photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the Middle East and USSR // Oecologia. 1981. Vol. 48. P. 100—106.

SUMMARY

To elucidate relationships within *Anabasis* s.l. and related genera (*Arthrophytum, Haloxylon*, *Hammada*, *Salsola*, and *Girgensohnia*) we analyzed morphological and anatomical data using SYNAP method. The ancestors of *Anabasis* are characterized by the solitary flowers and relatively small fruits. *Anabasis* s. l. is clearly non-monophyletic with species of the genus *Fredolia*, as well as *Anabasis annua* and *A. setifera* appearing in distinct lineage. *Arthrophytum*-type seems to be an ancient lineage. The reduction of stem leaves, the life history of «caudex chamaephyte» and the increasing thickness of stem epidermis and fruit pericarp are the most considerable features in morphological evolution of *Anabasis* s. l. The reduction of wing-shaped appendages of the perianth sepals evolved many times in *Anabasis*. The genera *Brachylepis* and *Esfandiaria* belong to *Anabasis*-limage, and the separation of *Brachylepis* and *Esfandiaria* is not proved. The most important morphological and anatomical features for the systematics of *Anabasis* are shown. The most evolutionary young species of the genus *Anabasis* located in the tops of the evolutionary morphological tree (*A. eriopoda*, *A. jaxartica*, and *A. turkestanica*), possess the life-form of «caudex chamaephyte», thick multilayered stem epiderm, and increasing exocarp layers.

УДК 582.794.1 : 581.44

© **А. В. Степанова,**[1] **А. А. Нотов**[2]

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У МНОГОЛЕТНИХ ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ *BUPLEURUM* (*APIACEAE*)

A. V. STEPANOVA, A. A. NOTOV. PECULIARITIES OF SHOOT FORMATION IN PERENNIAL HERBACEOUS SPECIES OF *BUPLEURUM* (*APIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: stepanovabot@mail.ru
[2] Тверской государственный университет
170100 Тверь, ул. Желябова, 33
E-mail: anotov@mail.ru
Поступила в редакцию 22.01.2008
Окончательный вариант получен 30.06.2008

Рассмотрены особенности побегообразования многолетних травянистых растений рода *Bupleurum*. В пределах этого рода представлены 2 архитектурные модели: длиннопобеговая симподиальная и полурозеточная симподиальная. Структурное разнообразие побеговой системы определяют следующие особенности монокарпического побега: продолжительность роста (цикличность), структура побега в фазе вегетативного роста, строение завершающего годичного побега, характер отмирания цветоноса, наличие придаточных корней на базальном участке. Выявлены связи между особенностями побегообразования и жизненными формами изученных видов. Оценена таксономическая значимость признаков. Показано, что особенности побегообразования могут быть использованы в качестве дополнительных критериев при выяснении степени самостоятельности видов в некоторых сложных таксономических комплексах, например *B. falcatum* L. s.l.

Ключевые слова: *Bupleurum*, архитектурные модели, жизненные формы, систематика, монокарпический побег, особенности побегообразования.

Род *Bupleurum* L. относится к сем. *Apiaceae* и включает в себя около 150 видов. В этом таксоне представлен широкий спектр жизненных форм, что не характерно для других групп этого семейства, многие роды которого содержат исключительно травянистые формы. Среди представителей рода *Bupleurum* наиболее распространены однолетние и многолетние травы, реже встречаются кустарники, полукустарники, растения-подушки. Цельный лист, характерный для всех видов, хорошо отграничивает этот род от остальных таксонов зонтичных. Естественность и целостность этой группы признается большинством исследователей. Объем рода не вызывает разногласий среди систематиков, а его монофилия подтверждена данными молекулярной филогенетики (Neves, Watson, 2004). Многие авторы (Козо-Полянский, 1915; Горовой, Израильсон, 1976, и др.) связывают морфологическое своеобразие *Bupleurum* с древностью этого таксона. Эта точка зрения хорошо согласуется с молекулярными данными (Downie, Katz-Downie, 1999; Downie et al., 2001), которые подтверждают возможность отнесения *Bupleurum* к одной из базальных субклад в крупной кладе, соответствующей подсем. *Apioideae*.

Вместе с тем внутриродовая систематика остается дискуссионной (Линчевский, 1950; Пименов, Сдобнина, 1983; Neves, Watson, 2004). Последняя монографическая

обработка рода в мировом объеме выполнена H. Wolff (1910). Несмотря на то что предложенная им система неоднократно пересматривалась (Neves, Watson, 2004), до настоящего времени она остается наиболее часто используемой внутриродовой классификацией *Bupleurum*. Таксономическая трактовка некоторых полиморфных комплексов, например *B. falcatum* L. s. l., также сопряжена с серьезными трудностями. Морфологические, кариологические, биохимические признаки либо однообразны в пределах этой группы, либо выявляются непрерывные ряды изменчивости (Даушкевич и др., 1994, и др.).

Признаки вегетативной сферы неоднократно использовали при построении системы рода *Bupleurum*. Большое внимание уделяли признакам листа (Wolff, 1910; Линчевский, 1950; Neves, Watson, 2004, и др.), хотя их таксономическая ценность подвергалась сомнению (Козо-Полянский, 1915). Особенности строения побеговых систем в роде *Bupleurum* остались недостаточно изученными, что затрудняло применение этой группы признаков в систематике.

В последнее время возрастает интерес к изучению архитектурных моделей или моделей побегообразования. Этот подход позволяет выявить основные алгоритмы формирования побеговой системы (Серебрякова, 1977, 1981; Halle et al., 1978). Он особенно эффективен при изучении таксонов невысокого ранга (Нотов, 1993; Савиных, 1998, 2002, 2006; Notov, Kuznetzova, 2004). В ряде случаев признаки, используемые при выделении архитектурных моделей, являются таксономически значимыми, что позволяет учитывать их при коррекции системы группы и для уточнения внутривидовой систематики (Нотов, 1993; Курченко, 2002; Notov, Kuznetzova, 2004).

Цель настоящей работы — анализ структурного разнообразия побеговой системы многолетних травянистых растений из рода *Bupleurum* и выяснение возможности использования данных, характеризующих особенности побегообразования, в систематике этого таксона.

При анализе системы побегов многих многолетних травянистых растений целесообразно использовать в качестве основного структурного элемента монокарпический побег (Серебряков, 1959). Его строение наряду с типом нарастания побеговой системы определяет архитектурную модель (Серебрякова, 1977). Направление и длительность роста, тип листьев, структура метамеров определяют в пределах основных архитектурных моделей различные стратегии роста, связанные с образованием тех или иных жизненных форм (Серебрякова, 1981, 1987). В конкретных систематических группах значимыми могут оказаться и другие признаки (Нотов, 1993). Одна из задач настоящего исследования — выявление признаков, определяющих разнообразие побеговых систем в роде *Bupleurum*.

Сведения о биоморфологии и особенностях побегообразования травянистых растений из рода *Bupleurum* фрагментарны. Детально описан онтоморфогенез *B. multinerve*,[1] *B. aureum* и *B. triradiatum* (Нухимовский, 1997). Изучены биоморфологические особенности и структура популяций 5 видов (*B. longifolium*, *B. martjanovii*, *B. multinerve*, *B. scorzonerifolium*, *B. triradiatum*), распространенных на Алтае (Михайлова, 1993). Описано строение почек у некоторых представителей (Падеревская, 1972; Нухимовский, 1997). Рассмотрена связь признаков побегообразования с условиями обитания и фитоценотическими стратегиями (Израильсон, 1970, 1976; Михайлова, 1993). Однако комплексный анализ особенностей побегообразования в роде *Bupleurum* в целом не проводили. Возможности ис-

[1] Латинские названия с указанием авторов таксонов приведены в табл. 1.

пользования признаков побеговой системы в систематике этого таксона остаются неясными.

Многолетние травы представлены в 3 секциях системы рода *Bupleurum*, предложенной Wolff (1910). 2 из этих секций (*Longifolia* и *Reticulata*) олиготипные, включают по 2—3 вида. В секции *Eubupleura* представлен полный спектр жизненных форм, характерный для рода *Bupleurum* (однолетние и многолетние травы, кустарники и полукустарники, подушки). Многолетние травы в этой секции встречаются в монотипной подсекции *Marginata* и 4 сериях подсекции *Nevrosa*. 2 из них монотипные (серии *Scaposa* и *Pseudodisticha*), а 2 другие серии (*Ranunculoidea* и *Falcata*) объединяют около 10 и 20 видов соответственно. И. А. Линчевский (1950) все многолетние травы в роде *Bupleurum*, произрастающие на территории СССР, объединяет в секцию *Eubupleurotypus*, выделяя большое число мелких видов. Настоящим исследованием охвачены все перечисленные надвидовые таксоны рода, кроме монотипной серии *Pseudodisticha*.

ТАБЛИЦА 1

Систематическая принадлежность изученных видов рода *Bupleurum* L.

Система H. Wolf (1910)	Система И. А. Линчевского (1950)
Sect. *LONGIFOLIA* H. Wolff	Sect. *EUBUPLEUROTYPUS* K.-Pol.
B. longifolium L. (*B. aureum* Fisch. ex Hoffm.)	Subsect. *Archaeopleurum* Lincz.
B. longiradiatum Turcz.	*B. densiflorum* Rupr.
	B. gulczense O. et B. Fedtsch.
Sect. *RETICULATA* Godr.	
B. angulosum L.	*B. longifolium* (*B. aureum* Fisch. ex Hoffm.)
B. stellatum L.	*B. longiradiatum* Turcz.
	B. multinerve DC.
Sect. *EUBUPLEURA* Briq.	
Subsect. *Nevrosa* Godr.	*B. nordmannianum* Ledeb.
	B. sibiricum Vest
Ser. *Falcata* H. Wolff	
B. falcatum L.	*B. triradiatum* Adam. ex Hoffm.
B. pusillum Kryl.	
	Subsect. *Arpopleurum* Lincz.
	B. bicaule Helm
Ser. *Ranunculoidea* H. Wolff	
B. americanum Coult. et Rose	*B. czimganicum* Lincz.
B. gulczense O. et B. Fedtsch.	*B. exaltatum* Bieb.
B. multinerve DC.	*B. falcatum* L.
B. ranunculoides L.	*B. komarovianum* Lincz.
B. tianschanicum Freyn	*B. krylovianum* Schischk.
	B. polyphyllum Ledeb.
Ser. *Scaposa* H. Wolff	
B. petraeum L.	*B. pusillum* Kryl.
	B. scorzonerifolium Willd.
Subsect. *Marginata* Godr.	
B. rigidum L.	*B. sosnowskyi* Manden.
	B. tianschanicum Freyn

Материал и методика

Изучены особенности побегообразования 25 видов рода *Bupleurum* (табл. 1, 2). Исследованные виды представляют собой многолетние поликарпические травы, распространенные в Северной Америке (*B. americanum*), Европе (*B. angulosum*, *B. petraeum*, *B. rigidum*, *B. stellatum*), на Кавказе (*B. nordmannianum*, *B. polyphyllum*, *B. sosnowsky*), Урале и Алтае (*B. krylovianum*, *B. multinerve*), в Китае и Средней Азии (*B. chinense*, *B. czimganicum*, *B. densiflorum*, *B. exaltatum*, *B. gulczense*, *B. thi-*

ТАБЛИЦА 2

Архитектурные модели и структурно-ритмологические особенности монокарпических побегов многолетних травянистых растений в роде *Bupleurum*

Вид	Модель	Монокарпический побег				
		цикличность	структура в фазе вегетативного роста	завершающий годичный побег	характер отмирания	наличие придаточных корней
Bupleurum ajanensis	I	Поли-	Розет.	Полурозет.	До розетки	Нет
B. americanum	I	»	»	»	» »	»
B. angulosum	I	»	»	»	» »	»
B. bicaule	I	»	»	»	» »	»
B. czimganicum	I	Моно-, поли-	Розет.-удлин.	Удлин.-полурозет.	Выше розетки	»
B. chinense	II	Моно-	Укороч.	Удлин.	Выше чешуй	»
B. densiflorum	I	Поли-	Розет.-удлин.	Полурозет.	До розетки	Иногда
B. exaltatum	I	Моно-, поли-	То же	Удлин.-полурозет.	Выше розетки	Нет
B. falcatum	I	То же	» »	То же	» »	»
B. gulczense	I	Поли-, моно-	Розет.	» »	» »	»
B. komarovianum	II	Моно-	Укороч.	Удлин.	До чешуй	Часто
B. krylovianum	II	»	»	»	Выше чешуй	Нет
B. longifolium	I	Поли-	Розет.-удлин.	»	До чешуй	Почти всегда
B. longiradiatum	I	»	То же	»	» »	» »
B. multinerve	I	»	» »	Полурозет.	До розетки	Нет
B. nordmannianum	I	»	» »	»	» »	Иногда
B. petraeum	I	»	Розет.	»	» »	Нет
B. polyphyllum	I	Моно-, поли-	Розет.-удлин.	Удлин.-полурозет.	Выше розетки	Иногда
B. pusillum	I	Поли-	Розет.	Полурозет.	До розетки	Нет
B. rigidum	I	»	»	»	» »	»
B. scorzonerifolium	I	»	»	»	» »	»
B. sosnowskyi	II	Моно-	Укороч.	Удлин.	До чешуй	»
B. stellatum	I	Поли-	Розет.	Полурозет.	До розетки	»
B. thianschanicum	I	»	Розет.-удлин.	Удлин.-полурозет.	» »	Иногда
B. triradiatum	I	»	Розет.	Полурозет.	» »	Нет

Примечание. Модель: I — симподиальная полурозеточная, II — симподиальная длиннопобеговая. Побег: моно- — моноциклический; поли- — ди-полициклический; моно-поли — моно- или ди-полициклический; розет. — розеточный, метамеры с укороченными междоузлиями и листьями срединной или низовой и срединной формаций; укороч. — укороченный, все метамеры с укороченными междоузлиями и листьями низовой формации; удлин. — удлиненный, метамеры с удлиненными междоузлиями и листьями срединной формации; розет.-удлин. — розеточный или удлиненный, длина междоузлий варьирует; полурозет. — полурозеточный; удлин.-полурозет. — удлиненный или полурозеточный, структура побега варьирует; до чешуй — до базального участка с чешуевидными листьями.

anschanicum), в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (*B. ajanensis*, *B. bicaule*, *B. komarovianum*, *B. longiradiatum*, *B. pusillum*, *B. scorzonerifolium*), в Евразии (*B. falcatum*, B. *longifolium* (incl. *B. aureum*), *B. triradiatum*). Использованы материалы, хранящиеся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Главного ботанического сада РАН им. Н. В. Цицина (МНА) и Гербарии им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW). Объем видов принят по «Флоре СССР» (Линчевский, 1950).

При анализе системы побегов многолетних травянистых растений в роде *Bupleurum* использована концепция архитектурных моделей (Серебрякова, 1977). В качестве основного структурного элемента выбран монокарпический побег. При описании структуры побеговой системы использованы общепринятые термины и понятия (Старостенкова и др., 1990; Серебрякова и др., 2006). Анализируя материал, составляли схемы, отражающие особенности строения монокарпического побега различных видов.

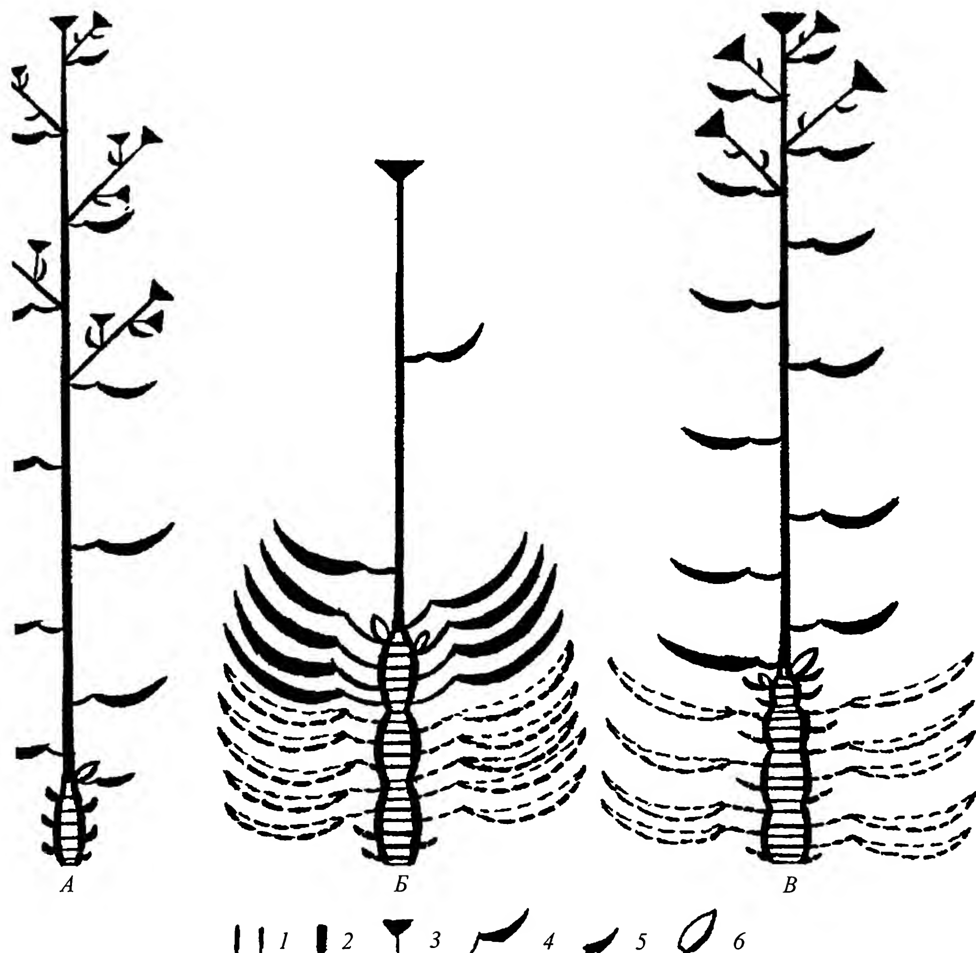
Результаты исследования

Для всех исследованных многолетних травянистых растений из рода *Bupleurum* характерен симподиальный тип нарастания побеговой системы. У 21 вида представлена полурозеточная симподиальная архитектурная модель, у 4 видов — симподиальная длиннопобеговая (табл. 2). Структурное разнообразие побеговых систем определяется также особенностями строения и ритмом развития монокарпического побега. Наиболее значимы следующие признаки: 1) продолжительность роста (цикличность); 2) структура побега в фазе вегетативного роста; 3) строение завершающего (последнего) годичного побега; 4) характер отмирания цветоноса; 5) наличие придаточных корней на базальном многолетнем участке монокарпического побега — резиде (табл. 2). Ниже описаны типы строения по каждой группе признаков, архитектурные модели и группы видов с разным строением монокарпических побегов в пределах этих моделей.

1. *Цикличность побегов*. С цикличностью монокарпических побегов связаны другие особенности побегообразования — тип побега по характеру метамеров (полурозеточные, удлиненные), архитектурная модель, структура монокарпического побега в фазе вегетативного роста. По этому признаку изученные нами виды можно разделить на 2 группы — с моноциклическими побегами и ди-полициклическими побегами. Для 1-й группы характерны удлиненные побеги и длиннопобеговая симподиальная архитектурная модель (см. рисунок, *А*), для 2-й — полурозеточные побеги и симподиальная полурозеточная архитектурная модель (см. рисунок, *Б*, *В*).

2. *Структура монокарпического побега в фазе вегетативного роста*. У моноциклических побегов эта фаза кратковременна. Формируется только базальный участок с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями. У ди-полициклических побегов в фазе вегетативного роста образуются метамеры только с укороченными или с укороченными и удлиненными междоузлиями.

3. *Строение завершающего годичного побега*. У представителей рода *Bupleurum* с полурозеточными ди- и полициклическими побегами завершающий годичный побег может состоять только из метамеров с удлиненными междоузлиями (см. рисунок, *А*) или иметь розеточный участок (см. рисунок, *Б*, *В*). У одних видов этот признак стабилен, у других он может варьировать. Степень выраженности розеточ-



Варианты строения монокарпического побега у представителей рода *Bupleurum*.

А — *B. komarovianum*, *Б* — *B. triradiatum*, *В* — *B. aureum*; *1* — многолетние или будущие многолетние оси; *2* — однолетние (эфемерные) оси; *3* — сложные зонтики; *4* — лист срединной формации; *5* — чешуевидный лист; *6* — почка возобновления; пунктиром показаны органы, разрушенные к моменту наблюдения.

ного участка различна. Он может включать 2—4 метамера или почти все метамеры главной оси завершающего годичного побега. В последнем случае удлиненный участок цветоноса, заканчивающийся терминальным зонтиком, содержит всего 1 или 2 листа срединной формации (см. рисунок, *Б*).

4. *Характер отмирания цветоноса*. Как правило, отмирание всегда происходит строго до розетки или участка с укороченными междоузлиями и листьями низовой формации. Однако у некоторых видов в составе многолетней оси может также сохраняться несколько метамеров с удлиненными междоузлиями, расположенных выше этого участка.

5. *Наличие придаточных корней на базальном участке монокарпического побега*. Придаточные корни на резидах у большинства изученных видов отсутствуют или формируются нерегулярно (табл. 2). Регулярно образуются придаточные корни только у *B. longifolium*, *B. longiradiatum*.

Полурозеточная симподиальная архитектурная модель (I)

Характерна для большинства травянистых многолетников рода *Bupleurum* (табл. 2). Разнообразие структуры монокарпических побегов видов, относящихся к этой группе, определяется признаками, отмеченными выше. Виды с полурозеточной симподиальной архитектурной моделью можно объединить в 4 группы.

1) *B. pusillum*, *B. ajanensis*, *B. americanum*, *B. bicaule*, *B. triradiatum*, *B. scorzonerifolium*, *B. angulosum*, *B. rigidum*, *B. stellatum*, *B. petraeum*. У этих видов признаки побегообразования стабильны. Монокарпические побеги ди- и полициклические, в фазе вегетативного роста образуются только метамеры с укороченными междоузлиями. Завершающий годичный побег всегда полурозеточный, отмирание происходит до розеточного участка.

2) *B. multinerve*, *B. nordmannianum*, *B. densiflorum*, *B. ranunculoides*, *B. thianschanicum*. Представители этой группы отличаются от предыдущей следующими особенностями: а) междоузлия в фазе вегетативного роста могут быть не только укороченными, но и удлиненными; б) почти у всех видов (кроме *B. multinerve*) иногда образуются придаточные корни.

3) *B. falcatum*, *B. polyphyllum*, *B. exaltatum*, *B. czimganicum*. Признаки, характеризующие побегообразование, широко варьируют в пределах вида и даже в пределах одной особи. Монокарпические побеги ди-, поли- и моноциклические, в фазе вегетативного роста образуются метамеры с укороченными или с укороченными и удлиненными междоузлиями. Завершающий годичный побег удлиненный или полурозеточный. После цветения и плодоношения он отмирает до розетки или участка с листьями низовой формации. Могут сохраняться еще 1—3 метамера, расположенных выше этого участка. Придаточные корни отмечены только у *B. polyphyllum*.

4) *B. longifolium* (incl. *B. aureum*), *B. longiradiatum*. Характеризуется преимущественно полициклическими побегами с исключительно безрозеточными завершающими годичными побегами. В фазе вегетативного роста могут образовываться метамеры с укороченными и с удлиненными междоузлиями. Завершающий годичный побег после цветения и плодоношения отмирает почти полностью, в состав резида входит только участок, несущий листья низовой формации. Придаточные корни образуются регулярно.

Длиннопобеговая симподиальная архитектурная модель (II)

Отмечена у *B. chinense*, *B. komarovianum*, *B. sosnowskyi*, *B. krylovianum*. Монокарпические побеги моноциклические. Завершающий годичный побег удлиненный. После отмирания побега сохраняется участок с листьями низовой формации (*B. sosnowskyi*, *B. komarovianum*) или еще 1—3 метамера, расположенных выше этого участка (*B. chinense*, *B. krylovianum*). Придаточные корни отмечены только у *B. komarovianum*.

Обсуждение

Выявленные признаки структуры монокарпических побегов в роде *Bupleurum* связаны с биоморфологическими особенностями изученных видов. Для большинства травянистых многолетников рода *Bupleurum* характерна стержнекорневая (ка-

удексовая) жизненная форма. Строение базальной части монокарпического побега, образующей резид, определяет возможность вегетативного разрастания и размножения, которая обусловила формирование других жизненных форм. В пределах рода *Bupleurum* на базе стержнекорневой жизненной формы происходило образование стержнекорневой-корневищной и корневищной форм. Этот переход был сопряжен с преобразованием поздней сенильной дезинтеграции в партикуляцию особи на ранних этапах онтогенеза (Михайлова, 1993; Нухимовский, 1997). В последнем случае достаточно быстро наступает фаза клона. Описанные выше преобразования сочетались с изменением степени регулярности формирования придаточных корней на резиде и их функциональной роли (табл. 2). Наряду с широко распространенными каудексовыми растениями в роде *Bupleurum* есть виды, которые можно считать корневищно-стержнекорневыми (*B. scorzonelifolium*, *B. triradiatum*, *B. multinerve*) (Михайлова, 1993). Корневищную жизненную форму имеет *B. longifolium*, у которого в зависимости от ценотической приуроченности может варьировать направление роста корневища (Михайлова, 1993). Независимо от структуры корневища у этого вида происходит полная ранняя дезинтеграция и регулярное образование вегетативного потомства.

У *B. czimganicum*, *B. exaltatum*, *B. falcatum*, *B. polyphyllum*, *B. gulczense*, *B. chinense* и *B. krylovianum* отмечены варианты отмирания цветоноса, при которых в состав резида включаются несколько метамеров с удлиненными междоузлиями и пазушными почками. Последние способны функционировать как почки возобновления. В ряде случаев благодаря полеганию базальных участков монокарпического побега, образованию придаточных корней или небольшой продолжительности онтогенеза сохраняется характерное для трав положение почек возобновления на границе субстрата (*B. chinense*, *B. falcatum*, *B. polyphyllum*). У других видов (*B. czimganicum*, *B. exaltatum*) может происходить постепенное поднятие почек над уровнем субстрата. Такие виды биоморфологически ближе к полукустарничкам. На эту особенность указывали авторы некоторых таксономических обзоров (Линчевский, 1950). Более детальное изучение этих видов позволит уточнить их диагнозы.

Структура монокарпического побега у разных видов характеризуется разной степенью константности. Было показано (Израильсон, 1970), что морфометрические признаки побегов *B. multinerve* и *B. aureum* (размеры надземного побега, листа, зонтиков) имеют широкие пределы варьирования. Эти виды характеризуются значительной эколого-ценотической амплитудой. *B. bicaule* и *B. pusillum* растут в однотипных условиях и проявляют незначительную изменчивость в строении вегетативных и репродуктивных органов (Израильсон, 1970). Проведенное нами исследование подтвердило стабильность признаков монокарпических побегов *B. bicaule* и *B. pusillum*. У этих видов нет метамеров с удлиненными междоузлиями в фазе вегетативного роста, цветоносы отмирают до розеточного участка. Формируются компактные стержнекорневые формы. Резиды образованы только метамерами с короткими междоузлиями. У *B. aureum* и *B. multinerve* длина междоузлий в фазе вегетативного роста монокарпического побега варьирует.

Анализ характера распределения выделенных архитектурных моделей в секциях и подсекциях рода *Bupleurum* показал, что симподиальная полурозеточная модель встречается во всех группах, в которых представлены многолетние травянистые растения. Наличие симподиальной полурозеточной модели является дополнительной характеристикой секций *Longifolia* и *Reticulata*, подсекции *Marginata* и серии *Ranunculoidea* из секции *Eubupleura*. Константность признаков архитектурной модели в данном случае позволяет уточнить морфологические особен-

ности этих групп. Обе архитектурные модели (полурозеточная симподиальная и длиннопобеговая симподиальная) встречаются в серии *Falcata* (подсекция *Nevrosa* секции *Eubupleura*). Большинство видов серии *Falcata* также представляет симподиальную полурозеточную модель. Длиннопобеговая симподиальная модель характерна для *B. chinense*, *B. komarovianum*, *B. krylovianum*, *B. sosnowskyi*. Виды этой группы четко обособлены благодаря наличию моноциклических монокарпических побегов. Вероятно, это свидетельствует о некотором единстве данной группы видов. Однако пока нет еще достаточных оснований для объединения их в самостоятельную серию или другой таксон надвидового ранга. Необходимо специальное исследование этих видов по другим группам признаков.

Выяснению степени сходства и различия архитектуры длиннопобеговых и полурозеточных растений будет способствовать анализ возможных модусов эволюционного преобразования структуры побеговых систем. Подобные исследования проведены в некоторых таксонах цветковых растений. Они показали, что переход от длиннопобеговой структуры к полурозеточной мог иметь очень большое значение для экологической и биоморфологической дифференциации систематической группы (Серебрякова, 1971; Савиных, 1998, 2002, 2006). Представляет специальный интерес анализ внешних и внутренних факторов, обусловивших эти структурные преобразования (Серебрякова, 1971; Ross et al., 2005). Необходимо детальное изучение других групп жизненных форм в роде *Bupleurum*, включая однолетники, полукустарниковые и кустарниковые формы. Оно позволит выяснить основные модусы преобразования структуры побеговых систем и их механизмы, оценить уровень параллелизма, степень различия основных архитектурных типов и выявить направленность основных морфогенетических рядов.

Особенности побегообразования могут быть использованы в качестве дополнительных критериев при выяснении степени самостоятельности видов в некоторых сложных таксономических комплексах, например в цикле *B. falcatum* s. l. В этом цикле отмечен полный спектр вариантов монокарпических побегов, представленных в роде *Bupleurum*. У некоторых видов этого цикла структура монокарпического побега может варьировать, иногда даже в пределах одной особи (например, у *B. falcatum* s. str., *B. exaltatum* и др.). У других видов, выделяемых в составе *B. falcatum* s. l., она стабильна. Особый интерес представляют 4 вида, имеющие длиннопобеговую симподиальную архитектурную модель (*B. chinense*, *B. komarovianum*, *B. krylovianum*, *B. sosnowskyi*). По признакам побегообразования они отличаются от других представителей цикла с полурозеточной симподиальной моделью. Побеги *B. chinense*, *B. komarovianum*, *B. krylovianum*, *B. sosnowskyi* строго моноциклические, а фаза вегетативного роста кратковременна и слабо отграничена.

Самостоятельность некоторых видов, отличающихся по признакам побегообразования, обоснована результатами специальных исследований. Например, подтверждена таксономическая и кариологическая обособленность *B. komarovianum* (Горовой и др., 1979). В этой же работе показана целесообразность выделения *B. scorzonerifolium*. Последний вид отличается от *B. falcatum* s. str. стабильностью изученных признаков побегообразования (розеточная структура монокарпических побегов в фазе вегетативного роста, отмирание цветоносов до розеточного участка). Наши материалы свидетельствуют также о том, что по признакам побегообразования некоторые виды, выделенные И. А. Линчевским (1950), не отличаются. Нами не обнаружено существенных различий в структуре монокарпических побегов *B. exaltatum* и *B. czimganicum*, *B. bicaule* и *B. pusillum*, *B. americanum* и *B. triradiatum*. Видовая самостоятельность *B. czimganicum*, *B. pusillum*, *B. americanum* не признана и другими авторами (Черепанов, 1995).

Заключение

При изучении 25 видов многолетних травянистых растений из рода *Bupleurum* обнаружены 2 архитектурные модели: полурозеточная симподиальная и длиннопобеговая симподиальная. Структурное разнообразие побеговой системы определяют следующие особенности монокарпических побегов: цикличность, структура в фазе вегетативного роста, строение завершающего годичного побега, характер отмирания цветоноса, наличие придаточных корней на базальном участке.

Выявленные признаки строения монокарпических побегов в роде *Bupleurum* коррелируют с биоморфологическими особенностями. Структура монокарпического побега у разных видов характеризуется разной степенью константности.

Тип архитектурной модели является дополнительной характеристикой таксонов надвидового ранга.

Благодарности

Авторы искренне признательны научному сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН А. А. Оскольскому за ценные замечания и обсуждение материала, а также кураторам и сотрудникам гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербургского государственного университета, Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН и Гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова за помощь при работе с материалом.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г., Израильсон В. Ф. К морфологии семян дальневосточных видов рода Володушка (*Bupleurum* L.) // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 124—127.

Горовой П. Г., Кетриц Л. М., Гриф В. П. Таксономическое и кариологическое изучение *Bupleurum komarowianum* Lincz., *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. (*Apiaceae*) из Приморья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42—46.

Даушкевич Ю. В., Пименов М. Г., Леонов М. В. Биометрическое изучение сибирских узколистных видов *Bupleurum* L. из родства *B. falcatum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 77—85.

Израильсон В. Ф. Эколого-морфологические особенности некоторых сибирских видов володушки (*Bupleurum* L.) // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970. С. 101—115.

Израильсон В. Ф. Эколого-морфологические особенности южносибирских видов рода *Bupleurum* L. // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 66—72.

Козо-Полянский Б. М. Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. // Тр. Имп. Бот. сада Петра Великого. СПб., 1915. Т. 30. Вып. 2. С. 45—80.

Курченко Е. И. Род *Agrostis* L. в России и сопредельных странах: Морфология, систематика, эволюционные отношения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 44 с.

Линчевский И. А. Володушка — *Bupleurum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 275—349.

Михайлова С. И. Эколого-биологические особенности перспективных в медицине и редких видов рода *Bupleurum* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1993. 19 с.

Нотов А. А. Структура системы побегов в связи с систематикой подтрибы *Alchemillinae* Rothm. (*Rosaceae-Rosoideae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 18 с.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. Т. 1. 630 с.

Падеревская М. И. Особенности почек некоторых гемикриптофитов Стрелецкой степи // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1138—1147.

Пименов М. Г., Сдобнина Л. М. Среднеазиатские виды рода *Bupleurum* L. (*Umbelliferae — Apioideae*) I // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 105—117.

Савиных Н. П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 34—41.

Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 32 с.

Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина. М., 1959. Вып. 5. С. 3—36.

Серебрякова Т. И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112—128.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161—179.

Серебрякова Т. И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 3—19.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений. М., 2006. 543 с.

Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафранова Л. М., Шорина Н. И. Учебно-полевая практика по ботанике. М., 1990. 191 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Downie S. R., Katz-Downie D. S. Phylogenetic analysis of chloroplast rpsl6 intron sequences reveals relationships within the woody southern African *Apiaceae* subfamily *Apioideae* // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 1120—1135.

Downie S. R., Plunkett G. M., Watson M. F. et al. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: the contribution of molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. P. 301—330.

Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Heidelberg, 1978. 441 p.

Neves S. S., Watson M. F. Phylogenetic relationship in *Bupleurum* (*Apiaceae*) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequence data // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. P. 379—398.

Notov A. A., Kusnetzova T. V. Architectural units axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // Wulfenia. 2004. Vol. 11. P. 85—130.

Ross J. J., Reid J. B., Weller J. L., Symons G. M. Shoot architecture I: Regulation of the stem length // Plant architecture and its manipulation. Chennai, 2005. P. 57—91.

Wolff H. Umbelliferae—Apioideae: *Bupleurum*, *Trinia* et reliquae Ammineae heteroclitae // Das Pflanzenreich Regnis Vegetabilis Conspectus / Ed. by A. Engler. Leipzig, 1910. T. 4. Bd 228. S. 36—173.

SUMMARY

Architectural models (*sensu* T. I. Serebryakova, 1977) of 25 perennial herbaceous species of *Bupleurum* L. (*Apiaceae*) have been studied. Sympodial semirosette and sympodial rosettless models were distinguished in the species examined. The structural diversity of their shoot system is defined by variation of such characters as duration (recurrence) of the shoot growth, shoot structure on early and final stages of its life cycles, extention of extinct flower stalk, and occurrence of adventitious roots on the basal part of monocarpic shoot. Correlations between architectural characters and life-forms are revealed. Taxonomic value of the characters is discussed. Characters of the shoot system allow to recognize the species within some problematic taxonomical complexes, like *B. falcatum* L. s. 1.

УДК 581.412 : 582.681.61

© Е. В. Байкова, Т. Д. Фершалова

СТРУКТУРА СОЦВЕТИЙ В РОДЕ *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*)

E. V. BAIKOVA, T. D. FERSHALOVA. STRUCTURE OF INFLORESCENCES IN THE GENUS *BEGONIA* (*BEGONIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: elenabaikova@mail.ru, fershalova@ngs.ru
Поступила 20.11.2008

Изучены структурные особенности общих и частных соцветий у представителей рода *Begonia* при интродукции в закрытом грунте. Установлено, что для большинства видов характерно интеркалярное цветорасположение с длительно нарастающей моноподиальной осью и пазушным положением соцветий. Синфлоресценции формируются только у однолетних и клубневых бегоний. Частные соцветия — цимоиды различной степени сложности, обычно более или менее асимметричные. В результате их редукционной трансформации сокращается число цветков, в меньшей степени — длина междоузлий. Наиболее специализированный вариант — компактные однополые монохазии, иногда редуцированные до одиночного женского цветка. Для большинства бегоний характерна протандрия, проявляющаяся на уровне частного соцветия или флоральной зоны.
Ключевые слова: соцветие, синфлоресценция, флоральная зона, *Begonia*.

Род Бегония (*Begonia* (Tourn.) L.), относящийся к олиготипному сем. *Begoniaceae* C. A. Agardh, включает, по разным данным, от 900 до 1400 видов, распространенных в тропических и субтропических областях земного шара (Smith et al., 1986; Mabberley, 1987; Golding, Wasshausen, 2002; Tebbitt, 2005). Знания о бегониях, как и о большинстве тропических растений, фрагментарны и неполны. Прикладные исследования некоторых представителей этого рода связаны с селекцией и введением их в культуру в качестве декоративных растений. В научной литературе, главным образом зарубежной, освещены преимущественно вопросы инвентаризации и таксономии бегоний. Морфологические особенности этих растений исследованы недостаточно. В организации вегетативной сферы у многих видов выявлены значительный полиморфизм и экологическая пластичность (McLellan, 2000, 2005; Байкова, Фершалова, 2006, 2007; Фершалова, 2007, 2008). Специальные исследования посвящены анализу асимметрии листьев и побегов (McLellan, 1990, 1993; Barabe et al., 1991, 1992a, b; McLellan, Dengler, 1995).

Строение репродуктивных органов бегоний оказывалось в поле зрения ботаников главным образом в связи с вопросами систематики, так как признаки андроцея и гинецея традиционно используются для диагностики подродов и секций (Klotzsch, 1855; Candolle, 1864; Clarcke, 1880; Warburg, 1894; Irmscher, 1925; Doorenbos et al., 1998). Из работ, посвященных генеративным побеговым системам бегоний, наиболее значима статья I. Goulet с соавт. (1994), в которой представлены результаты анализа архитектоники соцветий в зависимости от степени их асимметрии. Исследования более частного характера касаются соцветий широко культивируемой *Begonia* 'Semperflorens' (Matzke, 1938; Ringe, 1971).

В Центральном сибирском ботаническом саду СО (ЦСБС) РАН в период с 1990 по 2007 г. было проведено комплексное биоморфологическое и эколого-ритмологическое исследование представителей рода *Begonia*. Одной из основных задач сравнительного анализа различных видов было выявление закономерностей пространственной организации побеговых систем как в вегетативной, так и в генеративной сфере. На основе структурных признаков скелетных осей выделено 7 основных архитектурных моделей (Байкова, Фершалова, 2007). Однако совокупности цветоносных осей отличаются по структуре от вегетативных и представляют собой особый, специализированный тип побеговых систем. Результаты исследования таких цветоносных систем, полученные на основе структурного анализа с учетом ритмологических и морфогенетических критериев, представлены в данной статье.

Материал и методика

Исследованы структурные особенности цветоносных побеговых систем бегоний из интродукционной коллекции закрытого грунта ЦСБС — 120 видов, относящихся к 27 секциям (Doorenbos et al., 1998), а также 70 садовых гибридов и культиваров. В коллекции представлены виды рода *Begonia* из различных регионов Юго-Восточной Азии, Южной и Центральной Америки, Юго-Восточной и Центральной Африки, включая почти все провинции зоны тропических лесов и большинство провинций зоны субтропических лесов в соответствии с районированием С. М. Разумовского (1974, 1999). Родиной 86 видов являются тропические и субтропические районы Центральной и Южной Америки, 26 видов — тропики и субтропики Юго-Восточной Азии, 8 видов — влажные тропические леса и субтропические районы Африки.

Сравнительный анализ генеративных побеговых систем выполнен на основе комплексного структурного подхода (Troll, 1964, 1969; Weberling, 1965, 1981; Кузнецова, 1985, 1987, 1992, 1998; Кузнецова и др., 1992; Федорова, 2006). Строение соцветий изучено в процессе их формирования с учетом ритмологических особенностей роста цветоносных осей различных порядков и их положения в побеговой системе растения.

Для сравнения исследованных бегоний с видами, не представленными в коллекции ЦСБС, использовали морфологические описания и фотографии, представленные в монографии M. Tebbitt (2005).

Названия видов приведены на основе монографий J. Golding, D. C. Wasshausen (2002), M. Tebbitt (2005). Сокращения фамилий авторов таксонов даны в соответствии со сводкой R. K. Brummitt, C. E. Powell (1992).

Результаты и обсуждение

Исследованные бегонии различаются по положению цветоносных осей в побеговой системе. У большинства видов многолетние оси, образующие скелетную основу растения, нарастают моноподиально (Байкова, Фершалова, 2006, 2007). На приросте текущего года, в верхней его части, формируются пазушные брактеозные цимы разной степени сложности. После их отмирания несущая ось продолжает нарастать моноподиально в течение многих лет. Цветорасположение такого типа относится к интеркалярным соцветиям в соответствии с терминологией J. Parkin (1914) и Т. В. Кузнецовой (1987) и характерно для большинства исследованных бе-

гоний, в том числе *B. acetosa* Vell., *B. albo-picta* Bull., *B. arborescens* Raddi var. *oxyphylla* (A. DC.) S. F. Sm., *B. dietrichiana* Irmsch., *B. boisiana* Gagnep., *B. conchifolia* A. Dietr., *B. cubensis* Hassk.

Синфлоресценции — системы цветоносных осей, развивающихся силлептически в течение одного сезона и отмирающих после плодоношения, представлены лишь у небольшого числа бегоний, однолетних или клубневых. У длительно вегетирующих однолетников *B. filipes* Benth., *B. fenicis* Merr. и *B. wallichiana* Lehm. вся побеговая система представляет собой единую полителическую синфлоресценцию, состоящую из главного соцветия и многочисленных разветвленных паракладиев (рис. 1). Зона торможения составляет всего 1 метамер или не выражена вовсе.

Флоральной единицей такой синфлоресценции является открытый фрондозный тирс, частные соцветия которого — брактеозные цимоиды. Главная ось тирса нарастает моноподиально, боковые — симподиально. Листья на главной оси тирса хорошо развиты и вегетируют до окончания плодоношения, брактеи в частных соцветиях мелкие, сохраняются при цветении.

Синфлоресценция характерна и для *B. grandis* Dryand. — вегетативного малолетника с недолговечными подземными клубнями. После цветения надземный

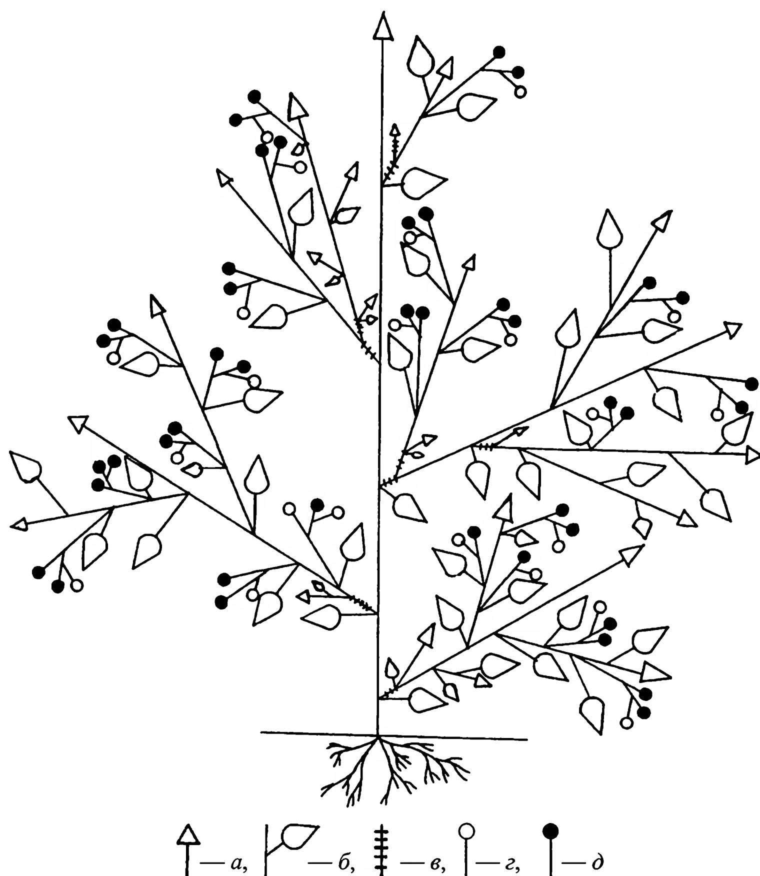


Рис. 1. Строение синфлоресценции у однолетника *Begonia wallichiana*.

а — вегетативный апекс побега, *б* — лист срединной формации, *в* — укороченное междоузлие, *г* — пестичный цветок, *д* — тычиночный цветок.

побег, основная часть которого (за исключением 1—2 базальных метамеров) входит в состав синфлоресценции, отмирает до основания. После периода покоя растение возобновляется путем апикального роста подземных клубней, развивающихся из пазушных почек в клубневидно утолщенной базальной части материнского побега.

Общая схема строения синфлоресценции *B. grandis* подобна описанной выше для однолетников, однако для этого вида более характерен *метаморфизированный вариант синфлоресценции*, когда вместо частных соцветий закладываются клубеньки — специализированные пазушные выводковые почки. Каждый клубенек состоит из 2 метамеров с утолщенной мясистой осевой частью и небольшой верхушечной почкой. Если клубеньки формируются только в базальной части синфлоресценции, то остальные паракладии несут цимоиды, состоящие из мужских и женских цветков. Такие особи способны как к вегетативному, так и к семенному размножению. При преобразовании большей части паракладиев в специализированные вегетативные побеги с клубеньками в цимоидах, расположенных в верхней части тирса, развиваются только мужские цветки. В крайнем случае преобразование соцветий в клубеньки может затрагивать всю синфлоресценцию, полностью исключая семенное размножение, но подобное явление наблюдается очень редко. Таким образом, у *B. grandis* происходит переход к инфлоральной вегетативной вивипарии — специализированному способу вегетативного размножения. В оранжереях ЦСБС такой способ размножения является основным для растений этого вида, однако не исключены иные способы размножения и воспроизведения, в том числе семенной.

У клубневых бегоний *Begonia* × *tuberhybrida* и *B.* 'Weltonensis' синфлоресценция развивается из почек, расположенных на многолетнем клубне, образованном сильно утолщенными базальными метамерами главного побега. Такая синфлоресценция соответствует односезонному побегу возобновления, полностью отмирающему после цветения и плодоношения. Флоральная единица, как и у однолетних бегоний, представлена открытым фрондозным тирсом. Тенденция к обеднению синфлоресценции проявляется в сокращении числа паракладиев до 1—2. Часто паракладии вовсе не образуются, тогда синфлоресценция представлена единственной флоральной единицей, соответствующей главному соцветию. Зона торможения у клубневых бегоний хорошо выражена и состоит обычно из 4—5 метамеров.

В условиях оранжерейной культуры при создании благоприятных условий у *Begonia* × *tuberhybrida* наблюдается длительный апикальный рост побегов после окончания цветения. В дальнейшем такие побеги полегают и укореняются, а на дистальном конце побега формируется новая флоральная зона. В этом случае цветоносная осевая система не обладает комплексом признаков синфлоресценции (структурная целостность, развитие в течение одного сезона, силлептическое ветвление) и соответствует определению интеркалярного соцветия.

Возможность формирования интеркалярных соцветий у *Begonia* × *tuberhybrida* позволяет сделать предположение о производном характере синфлоресценций у этого вида. Очевидно, они являются результатом эволюционных преобразований интеркалярного цветорасположения, типичного для рода бегония, через промежуточную фазу псевдотерминальных соцветий. Такой тип трансформации репродуктивных осевых систем Кузнецова (1987, 1998) считала альтернативным псевдоциклическому. Переход от интеркалярных соцветий к синфлоресценциям у клубневых бегоний явился одним из этапов комплексного процесса структурных преобразований побеговых систем в сезонном климате. В вегетативной сфере он проявился в изменении моноподиального нарастания скелетной осевой системы на симпо-

диальное, сопровождающемся утолщением оснований побегов (Байкова, Фершалова, 2007; Фершалова, 2008).

У исследованных видов бегоний флоральная зона интеркалярных соцветий и флоральная единица синфлоресценций имеют сходную структуру. В обоих случаях пазушные осевые системы нарастают симподиально и представляют собой обособленные и специализированные собрания цветков, отмирающие после плодоношения. Строение таких генеративных систем мы рассмотрим далее, используя для их обозначения термин «частное соцветие» или для краткости «соцветие».

Специализация соцветий бегоний проявляется преимущественно в видоизменениях листьев, сильно отличающихся от вегетативных и преобразованных в брактеи. Размеры и форма брактей различны: мелкие (около 3 мм дл.) линейные с заостренной верхушкой у *B. wallichiana*; средних размеров (6—12 мм дл.) линейные у *B. nelumbiifolia* Schlecht. et Cham., сердцевидные у *B.* 'Herimperia', почковидные у *B.* 'Gloire de Lorraine', лопастные с бахромчатым краем у *B. cucullata* Willd.; крупные (около 25 мм дл. и около 40 мм шир.) почковидные с лопастной верхушкой у *B.* × *tuberhybrida* (рис. 2). Обычно брактеи имеют листовидную текстуру, но у *B. venosa* Skan ex Hook. они пленчатые. У многих видов (*B. bowerae* Ziesenh., *B. heracleifolia* Schlecht. et Cham., *B. imperialis* Lem. var. *smaragdina* Lem., *B.* 'Gloire de Lorraine', *B.* 'Herimperia') брактеи сохраняются во время цветения и плодоношения. У других, таких как *B. luxurians* Scheidw. и *B. coccinea* Hook., брактеи опадают сразу после распускания цветков. Промежуточный вариант представлен у *B. hatocoa* D. Don и *B. subnummularifolia* Merr. — брактеи засыхают во время цветения, но не опадают.

Степень сложности частных соцветий видоспецифична. Для большинства исследованных видов бегоний характерны многоярусные дихазии. При ветвлении происходит постепенное их обеднение: часто не развивается одна из боковых ветвей высоких порядков, поэтому конечные звенья представлены монохазиями (рис. 3). Многоцветковые многоярусные цимоиды *B. masoniana* Irmsch., *B. fischeri* Schrank var. *palustris* (Benth.) Irmsch., *B. luxurians* ветвятся до 6—9 порядков, а у *B. heracliefolia* порядок ветвления генеративных осей превышает 15. Число цветков в таких соцветиях может сильно варьировать в пределах одного растения и зависит от микроэкологических условий во время формирования соцветия.

Редукция одной из боковых осей третьего и следующих порядков приводит к образованию так называемых дихазиев из монохазиев (рис. 4, *д—ж*). Они отличаются по числу цветков: 5—9-члененные характерны для *B. rex* Putz., 10—13-члененные преобладают у *B. fenicis*, в соцветиях *B.* 'Gloire de Lorraine' обычно более 15 цветков. У видов с малоцветковыми дихазиями из монохазиев одна из ветвей может быть редуцирована до одиночного цветка. В результате редукции обеих ветвей

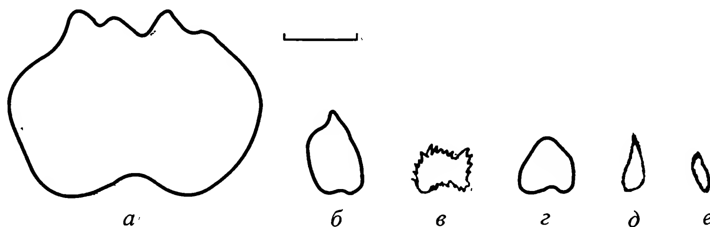


Рис. 2. Форма брактей у некоторых видов *Begonia*.

а — *B.* × *tuberhybrida*, *б* — *Begonia* 'Herimperia', *в* — *B. cucullata*, *г* — *Begonia* 'Gloire de Lorraine', *д* — *B. nelumbiifolia*, *е* — *B. wallichiana*. Масштабная линейка — 1 см.

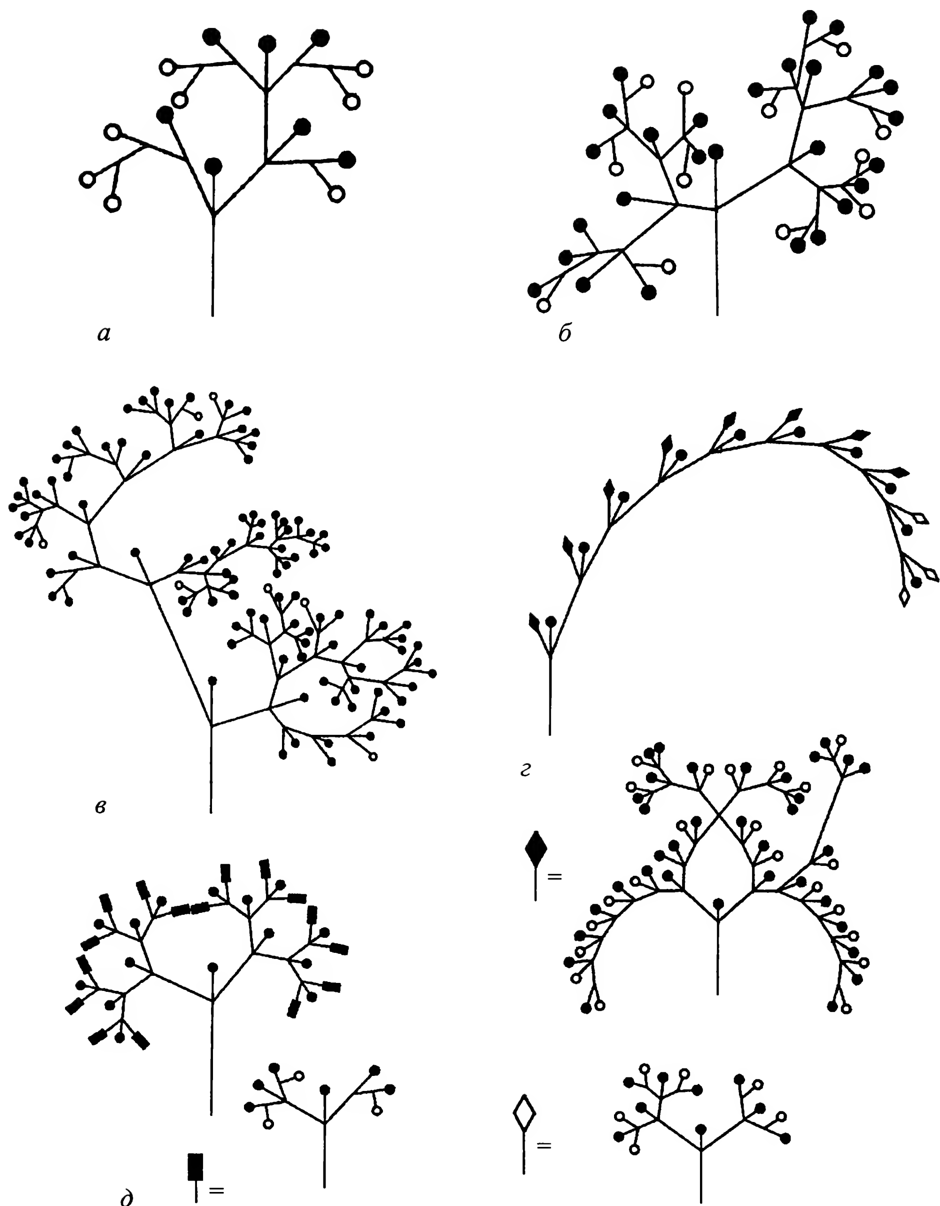


Рис. 3. Многоярусные дихазии у некоторых видов бегоний.
а — *Begonia fischeri* var. *palustris*, *б* — *B. masoniana*, *в* — *B. isoptera*, *г* — *B. heracliefolia*, *д* — *B. luxurians*.

у этих же видов иногда формируются нетипичные для бегоний простые дихазии. Однако обычно стороны многоярусного дихазия различаются вследствие асимметрии соцветий, проявляющейся у большинства видов. Поэтому более распространенный вариант редукционных преобразований дихазия из монохазиев обусловлен полной редукцией одной из ветвей. В этом случае формируются многочленные монохазии (завитки), характерные для *B. wallichiana* и *B. thelmae* L. B. Sm. et Wassh. (рис. 4, *з*—*к*).

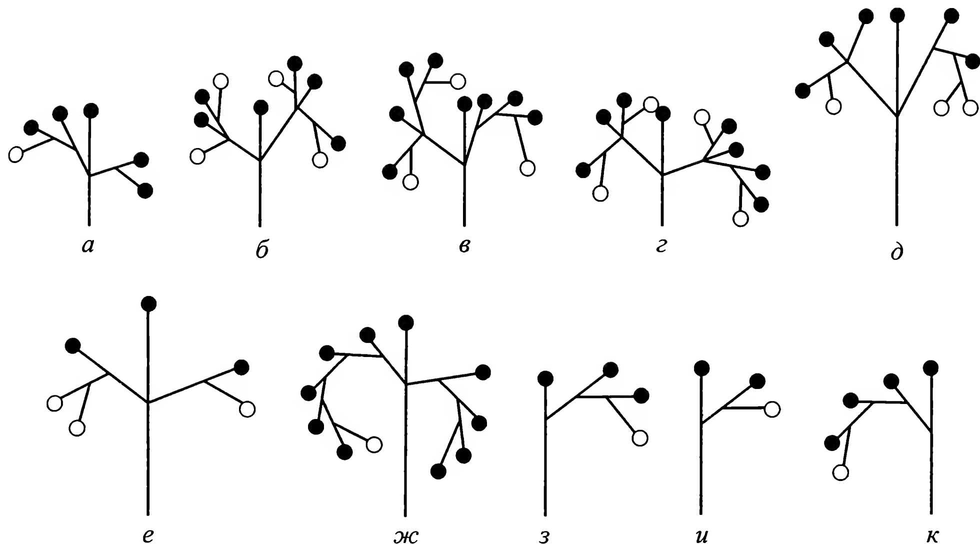


Рис. 4. Структура частных соцветий у некоторых видов *Begonia*.

а—г — варианты многоярусного дихазия *Begonia fenicis*, *д, е* — дихазий из монохазиев *B. rex*, *ж* — дихазий из монохазиев *Begonia* 'Gloire de Lorraine', *з, и* — монохазии *B. wallichiana*, *к* — монохазий *B. thelmae*.

Междоузлия цветоносных осей в цимоидах бегоний обычно удлиненные. Длина базального междоузлия, называемого в специальной литературе цветоносом, отличается у разных видов и составляет от 3.5 см у *B. convolvulacea* (Klotzsch) A. DC. до 1.5 м у *B.* 'Ricinifolia' cv. Immense. Этот признак сильно варьирует в зависимости от освещенности. Ориентация цветоноса связана со структурными особенностями многолетних вегетативных осей: у всех плагиотропных короткометамерных бегоний цветоносы вертикальные, у видов с ортотропными вегетативными побегами угол отклонения базального междоузлия варьирует.

Дальнейшая редукционная трансформация привела к становлению простых монохазиев у видов с наиболее специализированными цветоносными системами. Так, монохазии являются типичными соцветиями для *B. oxyanthera* Warb. и *B. elatostematoides* Merr. (у последнего вместо монохазия может развиваться один женский цветок) (рис. 5, *а—в*). Уменьшение числа элементов в соцветиях этих видов сопровождается агрегацией: в цимах, содержащих женские цветки, укорочены базальное междоузлие и цветоножка женского цветка. У *B. elatostematoides* укорочены и междоузлия главной оси флоральной зоны, расположенной в основании пазушного побега (рис. 5, *а*).

Специализация, сопряженная с редукцией, проявляется и у *B. lanceolata* Vell.: мужское соцветие представлено 5-членным дихазием из монохазиев, а женское редуцировано до одиночного пазушного цветка с укороченной цветоножкой (рис. 5, *г*). Подобную структуру соцветий описывает M. Tebbitt (2005) у близкого вида из эндемичной восточнобразильской секции *Trachelocarpus* — *B. herbacea* Vell. По фотографиям бегоний из африканской секции *Tetraphila*, приведенным тем же автором (Tebbitt, l. c.: pl. 139), можно проследить редукцию пазушных соцветий от многоярусных дихазиев у большинства видов до простых монохазиев у *B. oxyanthera* и *B. loranthoides* Hook. f. subsp. *rhopalocarpa* (Warb.) J. J. de Wilde.

Для соцветий бегоний характерна асимметрия, выраженная в той или иной степени. В малоцветковых цимоидах она проявляется в преобладании структур типа

монохазия. В многоцветковых многоярусных дихазиях асимметрия выражается в неравномерном обеднении ветвей, что сопровождается различиями в числе элементов и углах отклонения осей (рис. 3). Асимметрия соцветий, очевидно, связана с более общими закономерностями структурной организации бегоний (Goulet et al., 1994). Так, асимметрия листа и апекса побега наблюдается на самых ранних этапах органогенеза и является, по мнению ряда авторов, примитивным для бегоний признаком (Barabé et al., 1991, 1992a, b). Среди исследованных нами видов асимметрия соцветия выражена в наибольшей степени у *B. bowerae*, *B. heracleifolia*, *B. masoniana* и *B.* 'Ricinifolia'. Первые два вида отнесены I. Goulet с соавт. (1994) к группе с сильно асимметричными соцветиями, *B. masoniana* — к группе со средне выраженной асимметрией. У большинства исследованных нами видов соцветия слабо асимметричные, расположенные на ортотропных цветоносах (*B. elaeagnifolia* Hook. f., *B. goegoensis* N. E. Br., *B. soli-mutata* L. B. Sm. et Wassh., *B. luxurians*, *B. lanceolata*), или поникающие (*B. aconitifolia* A. DC., *B. albo-picta*, *B. coccinea*, *B. subnummularifolia*, *B. minor* Jacq., *B. ludwigii* Irmsch., *B. acida* Vell., *B. fischeri* var. *palustris, B.* 'Coraline de Lucerna', *B.* 'Argenteo-Guttata', *B.* 'Olei' cv. Silver Spot).

Цветки бегоний морфологически раздельнополые, поэтому необходим анализ закономерностей расположения цветков различных половых типов в пределах соцветия. Все исследованные бегонии из нашей коллекции однодомные — пестичные и тычиночные цветки образуются на одних и тех же особях. Частные соцветия большинства видов гетерогамные, включающие как тычиночные, так и пестичные цветки.

Формирование гомогамных соцветий обусловлено дифференциацией элементов цветоносных побеговых систем в связи с их специализацией. Из исследованных нами видов лишь у *B. lanceolata* частные соцветия всегда гомогамные: женские, редуцированные до одного пестичного цветка, располагаются в начале флоральной зоны побега, а мужские цимоиды, состоящие из тычиночных цветков, формируются ближе к верхушке. У *B. elatostematoides* монохазии обычно гомогамные, мужские или женские (последние часто редуцированы до единственного пестичного цветка). Во флоральной зоне первым обычно формируется мужской монохазий; затем, после его отцветания, развивается один или два женских монохазия или

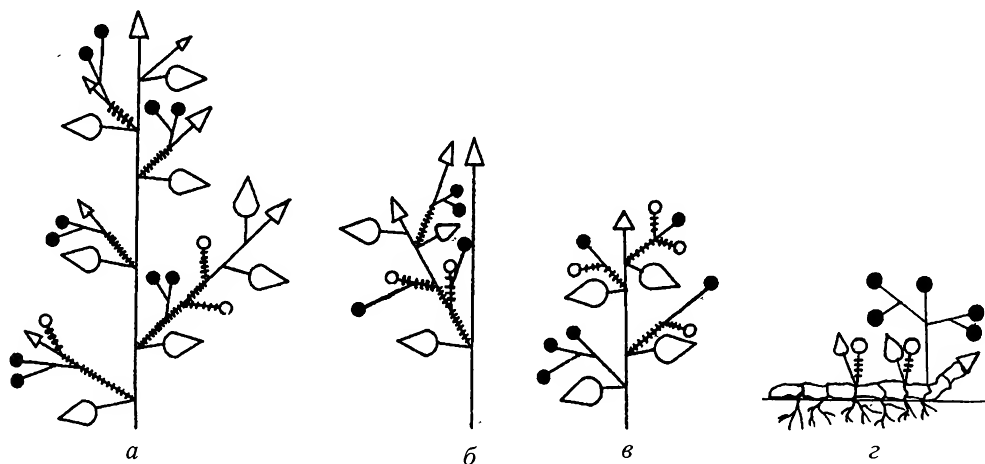


Рис. 5. Фрагменты специализированных цветоносных побеговых систем бегоний.
а, б — Begonia elatostematoides, в — B. oxyanthera, г — B. lanceolata.

одиночных цветка (рис. 5, *а*). Таким образом, в типичном варианте интеркалярная флоресценция у этого вида обычно дифференцирована на мужскую и женскую зоны, разделенные по времени цветения. Значительно реже встречаются у *B. elatostematoides* недифференцированные интеркалярные флоресценции с однотипными гетерогамными дихазиями (рис. 5, *б*).

Судя по описанию *B. mannii* Hook. f. (Tebbitt, 2005 : 176), у этого вида гомогамным является не только пазушное соцветие, но и флоральная зона в целом: мужские и женские цимоиды обычно располагаются на разных ветвях. У близких видов из секции *Tetraphila* представлены различные варианты половой структуры соцветий — от гетерогамных (*B. oxyanthera* и *B. loranthoides* subsp. *rhopalocarpa*) до гомогамных (*B. fusialata* Warb., *B. komoensis* Irmsch., *B. molleri* (C. DC.) Warb., *B. loranthoides* Hook. f. subsp. *loranthoides* J. J. de Wilde).

В гетерогамных цимоидах у бегоний порядок заложения цветков, как правило, следующий: сначала распускаются тычиночные цветки, затем пестичные (рис. 3), таким образом, женские цветки завершают оси высоких порядков и располагаются по периферии цимоида. Соотношение тычиночных и пестичных цветков не одинаково. Так, у *B. fischeri* var. *palustris* их примерно поровну, а у *B. subnummularifolia* пестичные цветки составляют не более 10 %. У *B.* 'Gloire de Lorraine' цветение начинается с быстроопадающего тычиночного цветка, затем формируется дихазий из 2 монохазиев, состоящих из 6—12 тычиночных цветков и завершающихся единственным пестичным цветком (рис. 4). Кроме гетерогамных цимоидов описанного выше строения у *B.* 'Gloire de Lorraine' встречаются и цимоиды, состоящие только из тычиночных цветков. Для некоторых бегоний (*B. luxurians*, *B. ludwigii*, *B.* 'Corolina de Lucerna', *B. holtonis* A. DC.) характерен перерыв в цветении: пестичные цветки начинают развиваться только после того, как тычиночные полностью опадут. Типичная схема иногда нарушается в соцветиях *B. fenicis*: вслед за пестичным цветком у этого вида может формироваться еще один тычиночный цветок. Исключением из общего правила являются описанные выше немногочисленные гетерогамные монохазии *B. elatostematoides*, в которых первым распускается женский цветок, вслед за ним — мужской.

Заключение

Структурные особенности вегетативных и генеративных побеговых систем у бегоний существенно различаются. При преобладании моноподиального нарастания вегетативных скелетных осей пазушные цветоносные системы, отмирающие после плодоношения, нарастают симподиально.

В связи с длительным верхушечным ростом скелетных вегетативных осей для большинства видов из рода *Begonia* характерно интеркалярное цветорасположение. Синфлоресценция имеется только у однолетних видов и клубневых бегоний с симподиально нарастающими скелетными осями. Флоральная единица представлена открытым фрондозным тирсом и сходна по структуре с интеркалярной флоральной зоной.

Частные соцветия бегоний — пазушные цимоиды различной степени сложности. В ряду редукционной трансформации многоцветковые многоярусные дихазии сменяются дихазиями из монохазиев и многочленными монохазиями. Наиболее специализированными соцветиями являются простые монохазии с укороченными базальными междоузлиями, у некоторых видов (*B. lanceolata*) редуцированные до одиночного женского цветка.

Для большинства бегоний характерна асимметрия соцветий, выраженная в неравной степени у разных видов. Асимметрия проявляется в количестве структурных элементов различных порядков, длине осей и углах их отклонения. Изменчивость числа цветков повышается при нестабильности микроэкологических условий и варьирует в пределах одного растения.

Растения исследованных видов однодомные, как правило, с гетерогамными соцветиями. Специализация репродуктивной сферы, проявляющаяся у некоторых из исследованных видов бегоний, сопровождается формированием относительно компактных гомогамных соцветий, занимающих определенное положение в интеркалярной флоресценции. У *B. lanceolata* зона женских цветков предшествует зоне мужских соцветий; у *B. elatostematoides* монохазии, содержащие женские цветки, следуют за единственным мужским монохазием.

Для большинства бегоний характерна протандрия на уровне соцветия. У некоторых видов пестичные цветки начинают развиваться только после того, как тычиночные полностью опадут. У видов со специализированными компактными гомогамными соцветиями (*B. elatostematoides*) протандрия может проявляться на уровне интеркалярной флоральной зоны: женские соцветия (или одиночные цветки) раскрываются после отцветания мужских соцветий.

Особый вариант специализации соцветий у бегоний наблюдается при вивипарии, т. е. при переходе к вегетативному размножению посредством клубеньков, формирующихся в области соцветия. Факультативная инфлоральная, вегетативная вивипария — основной способ вегетативного размножения китайской *B. grandis*. Синфлоресценция у этого вида обычно несет в основании метаморфизированные паракладии с клубеньками, а в верхней части — цимоиды с фертильными цветками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д. Архитектурные модели представителей рода *Begonia* L. при интродукции в закрытом грунте в условиях Центрального сибирского ботанического сада // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее / Матер. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск, 2006. С. 35—38.

Байкова Е. В., Фершалова Т. Д. Архитектурные модели и жизненные формы представителей рода *Begonia* (*Begoniaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1113—1128.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 3. С. 62—72.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. III. Проблема интеркалярного соцветия // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 81—97.

Кузнецова Т. В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 7—24.

Кузнецова Т. В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 74—103.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия: морфологическая классификация. СПб., 1992. 127 с.

Разумовский С. М. Карта ботанико-географического районирования // Тропические и субтропические растения. М., 1974. 222 с.

Разумовский С. М. Перечень единиц ботанико-географического районирования Земли. М., 1999. С. 195—236.

Федорова Т. А. Морфология соцветий // Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Ч. 4. М., 2006. 98 с.

Фершалова Т. Д. Жизненные формы *Begonia dregei* в условиях интродукции // Биологическое разнообразие в современной ботанике / Матер. Междунар. конф. Владивосток, 2007. С. 434—438.

Фершалова Т. Д. Биологические особенности некоторых видов рода бегония (*Begonia*) в оранжерейной культуре и интерьерах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 16 с.

Barabé D., Brouillet L., Bertrand C. Symétrie et phyllotaxie: le cas des Bégonias // Ann. Sci. Nat. Bot. 13ᵉ sér. 1991. T. 11. P. 33—37.

Barabé D., Brouillet L., Bertrand C. Organogénie de la feuille du *Begonia radicans* Velloso et du *Begonia scabrida* (*Begoniaceae*) // Can. J. Bot. 1992a. Vol. 70. N 6. P. 1107—1122.

Barabé D., Daigle S., Brouillet L. On the interpretation of the asymmetrical leaf of *Begonia* by D'Arcy Thompson // Acta Biotheor. 1992b. Vol. 40. P. 329—332.

Brummitt R. K., Powell C. E. (eds). Authors of plant names. Kew, 1992. 733 p.

Candolle A. de. Begoniaceae / A. P. de Candolle (ed.). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 15(1). Paris, 1864. P. 266—408.

Clarcke C. B. Begoniaceae / J. D. Hooker (ed.). Flora of British India. Vol. 2. London, 1880. P. 635—656.

Doorenbos J., Sosef M. S. M., Wilde J. J. F. E. de. The sections of *Begonia* // Wageningen Agric. Univ. Papers. 1998. Vol. 98. N 2. P. 1—266.

Golding J., Wasshausen D. C. Begoniaceae. 2 ed. Washington, 2002. 289 p.

Goulet I., Barabé D., Brouillet L. Analyse structurale et architecture de l'inflorescence des *Begoniaceae* // Can. J. Bot. 1994. Vol. 72. N 7. P. 897—914.

Irmscher E. Begoniaceae / A. Engler, K. Prantl (eds). Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Vol. 21. Leipzig, 1925. S. 548—588.

Klotzsch J. F. Begoniaceen—Gattungen und Arten. Berlin, 1855. S. 1—135.

Mabberley D. J. The plant-book: A portable dictionary of the higher plants. Cambridge, 1987. 707 p.

Matzke E. B. Inflorescence patterns and sexual expression in *Begonia semperflorens* // Amer. J. Bot. 1938. Vol. 25. P. 465—478.

McLellan T. Development of differences in leaf shape in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 323—337.

McLellan T. The roles of heterochrony and heteroblasty in the diversification of leaf shapes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*) // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 796—804.

McLellan T. Geographic variation and plasticity of leaf shape and size in *Begonia dregei* and *B. homonyma* (*Begoniaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 132. P. 79—95.

McLellan T. Correlated evolution of leaf shape and trichomes in *Begonia dregei* (*Begoniaceae*) // Amer. J. Bot. 2005. Vol. 92. P. 1616—1623.

McLellan T., Dengler N. G. Pattern and form of repeated elements in the development of simple leaves of *Begonia dregei* // Int. J. Pl. Sci. 1995. Vol. 156. P. 581—589.

Parkin J. The evolution of the inflorescence // J. Linn. Soc. Bot. 1914. Vol. 42. P. 287.

Ringe F. von. Zur Kenntnis der Infloreszenz von *Begonia semperflorens*, *gracilis* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1971. Vol. 47. P. 337—451.

Smith B., Wasshausen C., Golding J., Karegeannes E. Begoniaceae. Part I. Washington, 1986. 247 p.

Tebbitt M. C. Begonias: cultivation, identification, and natural history. Portland, 2005. 270 p.

Troll W. Die Infloreszenzen. Tipologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd I. Jena, 1964. 615 S; Bd II. Teil 1. Jena, 1969. 630 S.

Warburg O. Begoniaceae / A. Engler, K. Prantl (eds). Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil 3 (6a). Leipzig, 1894. S. 121—150.

Weberling F. Typology of inflorescences // J. Linn. Soc. Bot. London, 1965. Vol. 59. P. 215—221.

Weberling F. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart, 1981. 312 S.

SUMMARY

The inflorescence structure of some *Begonia* species have been described and analyzed. Predominance of intercalary florescence was established. Partial florescences are axilar cymoids, usually asymmetric and protandrous. The basic trend of cymoid transformation is the reduction of elements number. The most specialized variant of the partial florescence is a compact unisexual monochasium, sometimes reduced to a singular flower. A synflorescence representing a indeterminant frondous thyrsus was found only in annual and tuberous species of *Begonia*.

УДК 581 : 581.9

© А. Е. Катенин

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПОЛОСЫ КОНТАКТА КОНЕРГИНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ И СЕУТАКАНСКИХ ГОР (ЮГО-ЗАПАД ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

A. E. KATENIN. THE PLANT COVER OF THE CONTACT AREA BETWEEN THE KONERGIN LOWLAND AND THE SEUTAKAN MOUNTAINS (SOUTH-WESTERN CHUKOTKA PENINSULA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 19.12.2008
Окончательный вариант получен 13.05.2009

На примере территории, включающей элементы равнинных и горных ландшафтов юго-запада Чукотского п-ова, рассматриваются доминирующие типы растительных сообществ и флора во взаимосвязи с особенностями экотопов.

В средней части западного склона горы найдены сообщества ольхи, а на склоне южной экспозиции — травяные «криофитно-степные» сообщества, редко встречающиеся на Чукотском п-ове. В локальной флоре сосудистых растений, насчитывающей 306 видов, наиболее многочисленны виды арктической фракции. Из 28 новых для этого региона видов, большинство найдено в сообществах ольховника и в «криофитно-степных» сообществах.

Ключевые слова: растительный покров, специфические растительные сообщества, локальные флоры, флористические раритеты, Чукотский п-ов.

В последние десятилетия благодаря интенсивным ботаническим исследованиям появились многочисленные публикации, посвященные флоре и растительности Чукотки. В большинстве этих работ освещаются результаты флористических исследований. В этой статье рассматривается в целом растительный покров сравнительно небольшой территории в юго-западной части Чукотского п-ова (рис. 1 и 2). Этот пункт был выбран для изучения его флоры и растительности, так как к нам поступила информация о присутствии здесь сообществ ольхи кустарниковой.

Обработка материалов по растительности и их анализ проведены А. Е. Катениным, а определение гербария — В. В. Петровским.

Характеристика района исследования

Полевые исследования растительности и сбор гербария были выполнены в 1988 г. А. Е. Катениным в юго-западной части Чукотского п-ова на западной окраине Сеутаканского горного массива (рис. 1). Обследованная территория площадью 15 × 15 км включает несколько элементов ландшафта (рис. 2): окраинная часть горного массива — гора высотой 415 м,[1] длиной 12 км и шириной 3 км,

[1] Здесь и далее приведены высоты над ур. м.



Рис. 1. Положение изученного участка и ранее обследованных территорий на юго-западе Чукотского п-ова.

1 — среднее течение р. Ятролявэем и фрагмент горного хребта, места контакта Конергинской низменности и Сеутаканских гор; *2* — приморская часть Конергинской низменности, окрестности пос. Конергино; *3* — северная часть Конергинской низменности и северо-западная окраина Сеутаканских гор, нижнее течение р. Янрамавээм; *4* — южная часть Сеутаканских гор, долина р. Сеутакан около оз. Сеутакан; *5* — равнина к востоку от Сеутаканских гор в месте впадения р. Ватамкайваам в р. Эргувеем.

отделенная от других гор этого массива реками Ятролявээм и Рэтэмнейвээм; небольшой участок внутри Сеутаканских гор к востоку от горы; предгорная часть Конергинской низменности к западу от горного массива и часть долины р. Ятролявээм.

Небольшие понижения на плоской вершине горы (рис. 2, *1*) продолжаются на ее западном склоне в виде широких пологих ложбин с руслами ручьев, обширными террасами и местами залегания снежников. На восточном, более крутом и коротком склоне ложбины выражены слабее. Западный склон горы переходит в шлейф (рис. 2, *2*), образованный пологими террасами и ложбинами стока. В нижней части шлейфа находится широкая терраса подножия.

На участке предгорной равнины (рис. 2, *3*), между террасой подножия и водосборной ложбиной, выражены гривки, ложбины с ручьями и плоские сильно увлажненные понижения. За водосборной ложбиной с озерами и ручьями (рис. 2, *4*) начинается приподнятая приморская низменность (рис. 2, *5*) с узкими и сильно врезанными долинами ручьев.

Приморская Конергинская низменность значительных размеров и древнего происхождения и обширный Сеутаканский горный массив имеют своеобразные

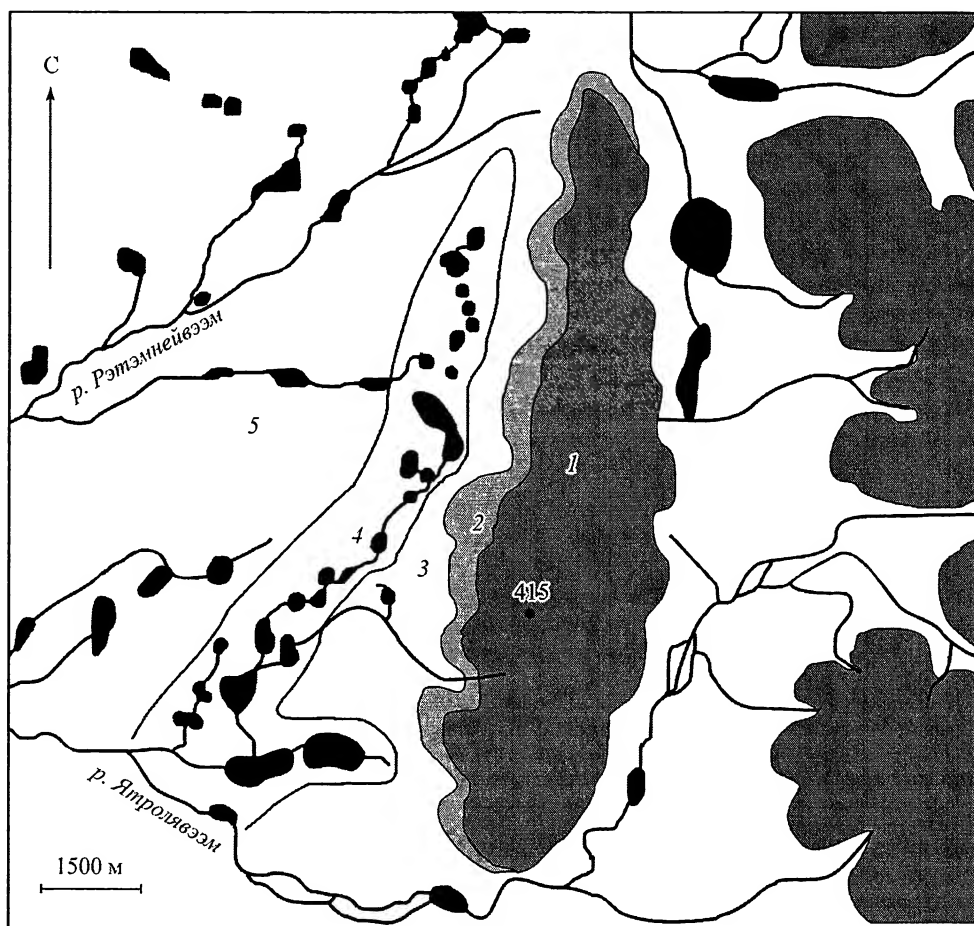


Рис. 2. Ландшафтная структура изученной территории.

1 — фрагмент окраинного хребта Сеутаканских гор (плато и западный склон), *2* — шлейф западного склона горы, *3* — предгорный фрагмент Конергинской низменности, *4* — предгорная водосборная ложбина с озерами и ручьями, *5* — равнинная часть Конергинской низменности.

флору и растительность (Катенин, 1984; Кожевников, 1973а, б, 1976, 1978, 1989, 2001). На изученной территории присутствуют виды и растительные сообщества, характерные как для приморской равнины, так и для горного массива. Однако флора и набор растительных сообществ полосы контакта не являются суммами флор и списков растительных сообществ Конергинской низменности и Сеутаканских гор. В месте контакта этих форм рельефа присутствуют новые формы мезорельефа, как в предгорной части равнины, так и на склоне горы к равнине. В результате здесь формируются своеобразные типы местообитаний, не представленные в частях равнины и горного массива, удаленных от места их контакта. Например, здесь равнина приподнята сильнее (средняя высота 50 м, а отдельные повышения до 100 м), чем в приморской части (средняя высота 20 м, отдельные повышения 60 м). В предгорной части равнины сформирована система водосборных ручьев и озер, вытянутая параллельно склону. В отличие от них озера в приморской части равнины возникли в результате термоэрозионных процессов. Приморская часть Конергинской низменности сложена древними ледниковыми и морскими отложениями (Гасанов,

1969), в то время как грунты в предгорной части равнины имеют значительную примесь делювиальных отложений с примыкающих склонов гор.

Западный склон горы и предгорная часть равнины, входящие в изученную территорию, удалены от Анадырского залива на 65 км и от восточного берега залива Креста — на 45 км. Это значит, что они испытывают более слабое воздействие океана в течение всего года. Из-за преобладания зимой северных и северо-восточных ветров, а летом — юго-восточных и восточных ветров обследованная территория находится в более благоприятных климатических условиях, чем приморская часть равнины (Прикладной.., 1960). Предгорную часть равнины прикрывают с востока Сеутаканские горы (максимальная высота 800 м, средняя — 500 м), а с севера — хр. Искатень (максимальная высота 1500 м, средняя — 1000 м). Горы на границе с приморской низменностью задерживают облака, идущие с океана, и принимают на себя значительную часть их осадков. Из-за этого их склоны сильно заснежены зимой и обильно увлажнены летом. Однако они не заболочены из-за хорошо выраженной системы водотоков. Обращенные к приморской равнине склоны гор освещены солнцем лучше (дольше по времени и большие площади), чем горные склоны той же экспозиции, находящиеся в середине горного массива и затененные соседними горами.

Западный склон окраинной горы большей протяженности, чем ее внутренний, восточный склон, из-за того, что подсклоновая приморская равнина расположена ниже относительно уровня моря, чем межгорная долина. На западном склоне горы выражена сложная система ложбин стока и гряд. Террасы на склонах значительно увеличивают их площадь и разнообразие экотопов. В результате на склоне горы и на равнине у его подножия формируются своеобразные типы местообитаний, свойственные только полосе контакта равнины и гор, и отсутствуют типы местообитаний, свойственные большей части приморской низменности и центральной и восточной частям горного массива. Эта ситуация является причиной своеобразия флоры и растительности — нахождения здесь кроме значительного количества видов и типов сообществ, характерных для равнины и горного массива, особых, растительных сообществ, не свойственных остальным частям Конергинской равнины и Сеутаканских гор.

Подобные ситуации (своеобразие флоры, специфические растительные сообщества) наблюдались нами и в других местах на Чукотском п-ове: в заливе Св. Лаврентия (Катенин, Петровский, 1995), на северном побережье бухты Пенкигней в устье р. Песцовой (Катенин, 1980), на северо-западном берегу лагуны Куймэкэй в устье р. Курупки (Катенин, 2000).

Приуроченность растительных сообществ к элементам рельефа

На плоской вершине горы (рис. 2, *1*) к повышениям приурочены лишайниковые сообщества с господством лишайников из родов *Alectoria*, *Lecidea, Umbilicaria*. Здесь обширные понижения заняты лишайниковыми (*Cornicularia divergens,*[2] *Hypogymnia subobscura, Parmelia omphalodes*) сообществами с куртинами кустарничков *Dryas punctata* и *Salix phlebophylla*. В небольших понижениях встречаются лишайниковые (*Hypogymnia subobscura, Lecidea* sp., *Rhizocarpon* sp., *Sphaerophorus globosus*) сообщества с куртинами трав (*Saxifraga eschscholtzii, Minuartia arctica,*

---

[2] Названия лишайников даны по R. Santesson, R. Moberg, A. Nordin, T. Tonsberg, O. Vitikainen (2004).

Carex rupestris). На террасированных участках плато поверхности террас покрыты кустарничково(*Dryas punctata, Salix phlebophylla*)-лишайниковыми (*Bryoria* sp., *Parmelia omphalodes, Rhizocarpon* sp.) сообществами с пятнами голого грунта. В понижениях здесь распространены кустарничковые (*Dryas punctata, Diapensia obovata*) мохово(*Dicranum* sp.)-лишайниковые (*Asahinea chrysantha, Cornicularia* sp., *Sphaerophorus globosus, Thamnolia vermicularis*) сообщества. На склонах в понижениях расположены разнотравно(*Hedysarum hedysaroides*)-кустарничковые (*Dryas punctata, Salix phlebophylla, Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*) мохово(*Polytrichum* sp.)-лишайниковые (*Cornicularia* sp., *Hypogymnia subobscura, Parmelia omphalodes, Sphaerophorus globosus*) сообщества.

Крутая (до 40°) верхняя часть западного склона горы изрезана узкими (шириной 10—15 м) оврагами со снежниками и ручьями, перемежающимися с широкими террасированными участками. На склонах оврагов преобладают мохово-лишайниковые сообщества с небольшим участием трав (*Carex podocarpa, Hierochloe alpina*) и кустарничков (*Salix polaris, Diapensia obovata*), а также травяно(*Hierochloë alpina, Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*)-кустарничковые (*Cassiope tetragona, Diapensia obovata*) сообщества с обильными мхами (*Dicranum* sp., *Rhytidium rugosum*[3]) и лишайниками (*Cetraria islandica, C. laevigata*). К днищам оврагов приурочены травяно(*Carex aquatilis* subsp. *stans, Saxifraga porsildiana*)-кустарничковые (*Salix polaris*) моховые сообщества. В менее глубоких оврагах расположены травяно(*Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi, Carex nesophila*)-кустарничковые (*Salix polaris, Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum, Ledum palustre* subsp. *decumbens*) лишайниково-моховые сообщества. В расширенных частях оврагов, в ложбинах, на месте снежников располагаются кустарничковые сообщества с господством *Salix chamissonis, S. reticulata* и согосподством *Ledum palustre* subsp. *decumbens, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*.

На широких террасированных участках между оврагами сухие и малоснежные места занимают кустарничковые (*Dryas punctata, Diapensia obovata, Salix phlebophylla*) лишайниковые (*Alectoria ochroleuca, Parmelia omphalodes, Rhizocarpon* sp., *Thamnolia vermicularis*) тундры с пятнами голого грунта и камней. На склонах террасок расположены мохово(*Rhacomitrium lanuginosum*)-лишайниковые (*Cetraria laevigata, Cladonia rangiferina, Lecidea* sp., *Umbilicaria* sp.) сообщества с небольшим количеством трав (*Hierochloe alpina, Saxifraga firma*). Заснеженные подножия террасок занимают кустарничковые (*Ledum palustre* subsp. *decumbens, Diapensia obovata*) мохово(Rhacomitrium lanuginosum)-лишайниковые (*Alectoria ochroleuca, Cladonia arbuscula, Lecidea* sp., *Parmelia omphalodes*) сообщества.

Ниже, по западному склону горы, на почти горизонтальных поверхностях террас располагаются березково(*Betula exilis*)-травяно(*Carex nesophila, Polygonum tripterocarpum*)-кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Diapensia obovata, Ledum palustre* subsp. *decumbens*) мохово-лишайниковые сообщества. К крутым склонам террас приурочены кустарничковые (*Diapensia obovata*) мохово-лишайниковые сообщества, а нижние части склонов занимают травяно(*Carex nesophila, Polygonum tripterocarpum*)-кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Diapensia obovata*) мохово-лишайниковые сообщества.

В нижней части западного склона горы на наклоненных террасах располагаются заросли кустарниковой ольхи. Здесь преобладают мертвопокровные ольховники с примесью других кустарников (*Betula exilis, Salix pulchra*, *Spiraea beauverdiana*). В кустарничковом ярусе в них встречаются *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vacci-*

[3] Названия мхов даны по О. М. Афониной (2004).

nium uliginosum subsp. *microphyllum*, а в травяном — *Calamagrostis purpurea* subsp. *langsdorffii, Poa arctica*. В напочвенном покрове кроме опада присутствуют зеленые и сфагновые мхи. На полянах между сообществами ольхи располагаются голубичные мохово-лишайниковые сообщества с небольшим количеством кустарников (*Betula exilis, Salix pulchra*). В сообществах ольхи, расположенных ниже по склону, встречены *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens* и *Huperzia selago* s. str.

В нижней части западного склона горы (наклон 10—30°) на гривках расположены кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Diapensia obovata*) осоково(*Carex lugens*)-лишайниково-зеленомошные сообщества с разреженным кустарниковым ярусом (*Betula exilis, Salix pulchra*). Переувлажненные понижения занимают кочкарно-пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) зеленомошно-сфагновые сообщества с *Salix fuscescens, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum.*

В нижней части юго-западного склона горы к долине р. Ятролявээм, в месте выхода ее на равнину, встречаются сообщества, в которых присутствуют виды, характерные для «криофитно-степных» сообществ: *Carex obtusata, Polygonum laxmannii, Androsace septentrionalis, Selaginella rupestris* и др. (Слинченкова, 1991). Эти места характеризуются присутствием выходов карбонатных пород, подвижностью субстрата, хорошим дренажем и прогреванием в течение вегетационного периода. Здесь представлены кустарничково(*Salix sphenophylla*)-разнотравно(*Helictotrichon dahuricum, Artemisia furcata*)-кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*) сообщества с общим покрытием около 60 %, 40 % голого грунта и 60 % площади, покрытой опадом. Широко распространены также кустарничково(*Dryas punctata*)-травяные (*Claytonia arctica, Carex fuscidula*) сообщества.

На участках с большим количеством камней (10—30 %) и голого грунта (до 40 %) расположены разнотравно-злаковые сообщества с господством *Calamagrostis purpurascens*, *Festuca brachyphylla* и согосподством разнотравья. Здесь также встречаются разнотравные сообщества с обилием *Artemisia glomerata, Selaginella rupestris, Pachypleurum alpinum*, *Arenaria capillaris, Allium schoenoprasum, Polemonium boreale.*

У подножия западного склона горы (рис. 2, *2*) расположена подсклоновая терраса шириной до 500 м. На повышенных ее частях встречаются пятнистые куртинно-кустарничковые (*Dryas punctata, Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*) лишайниковые (*Asahinea scholanderi, Parmelia omphalodes*) сообщества. Понижения занимают кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Diapensia obovata*) мохово(*Dicranum* sp.)-лишайниковые (*Parmelia omphalodes, Sphaerophorus globosus*) сообщества.

На равнине, между склоном горы и водосборной ложбиной (рис. 2, *3*), чередуются гривы, ложбины с ручьями и плоские заболоченные понижения. Повышения на гривах заняты пятнистыми кустарничково(*Dryas punctata*)-лишайниковыми сообществами. Ровные участки грив заняты кустарничковыми (*Dryas punctata, Arctous alpina*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum*) мохово(*Dicranum* sp., *Polytrichum strictum*)-лишайниковыми (*Cetraria cucullata, Hypogymnia subobscura*) сообществами. В понижениях на гривах расположены кустарниково(*Betula exilis, Salix pulchra*)-кустарничковые (*Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum*) лишайниково-моховые сообщества. На гривах, в местах колоний сусликов, формируются злаковые (*Festuca altaica*) или разнотравные (*Veratrum oxysepalum, Valeriana capitata, Chamaenerion angustifolium, Polygonum tripterocarpum*) сообщества, лишенные мохово-лишайникового покрова.

В ложбинах с ручьями встречаются кустарниковые (*Betula exilis* или *Salix pulchra*), травяные (*Festuca altaica, Poa arctica, Polygonum tripterocarpum*) с разрежен-

ным ярусом *Betula exilis* и осоковые сообщества (*Carex lugens*) с разреженной ивой *Salix pulchra*. Сильно увлажненные части ложбин занимают сообщества *Carex saxatilis* subsp. *laxa* и *Eriophorum angustifolium*. Здесь присутствуют также пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) и камышовые (*Scirpus maximowiczii*) сообщества.

К плоским заболоченным понижениям на предгорной равнине приурочены пушицевые кочкарники, осоковые сообщества с господством *Carex saxatilis* subsp. *laxa, C. rotundata* и сильно обводненные (80 % поверхности покрыто водой) пушицевые сообщества (*Eriophorum angustifolium*). Самые сухие участки здесь занимают кустарничково(*Diapensia obovata, Rhododendron lapponicum* subsp. *alpinum*)-осоковые (*Carex lugens*) сообщества.

Восточный склон горы, обращенный к межгорной долине, круче и меньшей протяженности, чем ее западный склон, и имеет менее разнообразные растительность и флору. Здесь отмечено больше скальных выходов горных пород и не заросших осыпей. На скалах и щебне растут эпилитные лишайники. К участкам мелкозема приурочены куртинно-кустарничковые сообщества (дриадовые и рододендроновые) с лишайниковым нижним ярусом и пятнами голого грунта. В нижней части склонов, на конусах выноса ручьев, встречаются пушицевые кочкарники и осоково-кустарничковые сообщества (*Carex lugens, Dryas punctata*). На выходах карбонатных пород присутствуют «криофитно-степные» сообщества с господством *Carex rupestris, Kobresia myosuroides, Potentilla crebridens* subsp. *hemicryophila.*

Поверхность подсклоновой части межгорной долины разделена на гривки, ложбины и долины ручьев. На повышенных частях гривок расположены вейниково-дриадовые мохово-лишайниковые сообщества. К обширным ровным частям гривок приурочены ерниковые злаково-кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, Arctous alpina*) мохово-лишайниковые тундры с низкой березкой в верхнем ярусе. Ложбины между гривками занимают кочкарники (*Eriophorum vaginatum*) и осоковые болота (*Carex aquatilis* subsp. *stans*). На склонах гривок к ручьям расположены сильно сомкнутые ерниковые сообщества с единичными кустами *Salix alaxensis* и луговые разнотравные сообщества с *Polygonum tripterocarpum, Rubus arcticus, Leymus interior*.

В межгорной долине Сеутаканского горного массива гривки на пологих склонах заняты куртинно-дриадовыми лишайниковыми пятнистыми тундрами. В понижениях здесь находятся невысокие ивняки (*Salix pulchra*) с разнотравьем (*Polygonum tripterocarpum, Saxifraga nelsoniana*). В долине ручья, текущего с соседней горы, вдоль русла чередуются ивняки (*Salix pulchra, S. glauca*) и луговины с разнотравьем и злаками (*Saxifraga nelsoniana*, *Cardamine digitata, Hierochloe alpina, Arctagrostis arundinacea*). На северном склоне горы к долине ручья преобладают куртинно-кустарничковые лишайниковые сообщества (*Dryas punctata*, *Arctous alpina, Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum, Umbilicaria* sp.). На западном склоне этой горы располагаются куртинные злаково(*Hierochloë alpina, Poa malacantha*)-лишайниковые сообщества. К террасам выше по склону приурочены разреженные разнотравно-лишайниковые сообщества и куртинные разнотравно-кустарничковые лишайниковые сообщества (*Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, *Novosieversia glacialis, Saxifraga serpyllifolia*). На вершине горы господствуют лишайниковые тундры (*Umbilicaria* sp.) с единичными экземплярами сосудистых растений.

Во внутренней части Сеутаканского горного массива в пойме р. Ятролявээм (ширина долины 1.5 км) находится наледь. Ниже наледи галечники заняты разреженной травяной группировкой с *Cochlearia arctica, Phippsia algida, Sagina intermedia*. В месте выхода р. Ятролявээм на равнину между двумя горами ее долина сужается до 500 м. Здесь, на террасе, расположены ерниковые (*Betula exilis*) сооб-

щества, а также пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) и осоковые (*Carex lugens*) кочкарники. К низким заболоченным частям долины приурочены осоковые сообщества (*Carex rotundata*). В пойме встречаются разреженные кустарниковые сообщества (*Salix alaxensis, S. hastata*) с разнотравьем (*Oxytropis maydelliana, Castilleja elegans, Allium schoenoprasum*). Здесь, в неглубоких лужах, растут *Dupontia psilosantha, Pleuropogon sabinii, Eriophorum scheuchzeri* subsp. *arcticum*. Ближе к руслу расположены слабо заросшие галечники с *Potentilla nivea* subsp. *mischkinii*. На высокой гриве в пойме находятся разнотравно-кобрезиевые зеленомошные сообщества (*Kobresia myosuroides*, *Oxytropis vassilczenkoi, Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Minuartia macrocarpa*).

На равнине (рис. 2, *5*), в 5 км к западу от горного хребта, на коренном берегу р. Ятролявээм найдены сообщества *Spiraea beauverdiana*. В пойме у подножия склона коренного берега в местах скопления снега находятся сообщества с *Carex lachenalii, Poa paucispicula, Primula pumila*. На высоких гривках здесь присутствуют злаково-кобрезиевые сообщества, а в пойме на галечнике — разреженные сообщества кобрезии (*Kobresia myosuroides*).

Озера в этом районе располагаются на предгорной равнине у подножия западного склона хребта (рис. 2, *4*), в межгорной долине у восточного склона хребта и в долине р. Ятролявээм в месте выхода ее на равнину. В некоторых из них встречено несколько видов цветковых водных растений, которые не образуют хорошо выраженных сообществ. Так, в озере в долине реки найдены *Potamogeton tenuifolius, P. sibiricus, Sparganium hyperboreum*, а в озере у подножия западного склона хребта — *Hippuris vulgaris, Utricularia minor, Batrachium trichophyllum* subsp. *lutulentum*. В озерах в межгорной долине у восточного склона этой горы мы не нашли водных цветковых растений.

Редкие растительные сообщества в исследованном районе

Сообщества ольхи (*Alnus fruticosa*) приурочены к нижней части юго-западного склона горы. Еще несколько групп сообществ ольхи отмечены южнее обследованной нами территории, за р. Ятролявээм. На аэрофотоснимках этого региона видны сообщества ольхи на южных склонах окраинных гор Сеутаканского массива к восточной части Конергинской низменности.

На Чукотском п-ове ольховники встречаются редко. Ближайшие сообщества ольхи найдены в 170 км к северо-западу, на правом берегу р. Амгуэмы на 160-м км трассы Эгвекинот—Иультин (Кожевников, 1989). Другое место произрастания ольховников на полуострове находится в 250 км к юго-востоку от пункта Ятролявээм, на северном берегу бухты Пенкигней (Катенин, 1980) и в кутовой части этой бухты (Секретарева, 1999).

Несмотря на большие расстояния между этими четырьмя местами присутствия сообществ ольхи, набор видов сосудистых растений в них очень сходен. В сообществах ольхи района северной части бухты Пенкигней из 91 вида 27 являются общими с сообществами ольхи нашего района, имеющими в своем составе 31 вид. В сообществах ольхи из кутовой части бухты Пенкигней 28 видов (из 47) являются общими с ольховниками нашего района.

В результате уникальности сообществ ольхи в целом для Чукотского п-ова и для его юго-западной части в локальную флору (ЛФ) пункта Ятролявээм добавилось несколько интересных видов. Это *Huperzia selago* s. str. — вид, новый для Амгуэмского (переходного) флористического округа. Еще 3 вида (*Alnus fruticosa, Ly-*

copodium annotinum subsp. *pungens, Polemonium boreale*) присутствуют только в этой ЛФ и отсутствуют в четырех наиболее близко расположенных ЛФ районов Конергинской низменности и Сеутаканских гор. Эти виды присутствуют также в сообществах ольхи в других пунктах на Чукотском п-ове.

Сообщества ольхи расположены компактно на склоне и занимают участок овальной формы 50 × 60 м. На этой территории многочисленные куртины ольхи разделены кустарниковыми (*Betula exilis*) и кустарничковыми, главным образом голубичными, сообществами. Ольховые сообщества занимают умеренно заснеженные и умеренно увлажненные элементы рельефа — склоны террасок к ложбинам и неглубокие ложбины. Так как массив ольховников расположен на склоне, то заснеженность и увлажнение этих элементов рельефа в нижней части массива сильнее, чем в верхней. Сообщества, находящиеся в верхней части склона, имеют более низкие и редкие кусты ольхи, чем в нижней. В этих сообществах лучше выражены кустарничковый, травяной и напочвенный (моховой или лишайниковый) ярусы. В ольховниках нижней части склона часто совсем нет кустарничкового яруса, а напочвенный покров представлен ветошью и опадом.

Куртины ольховника имеют разную форму и размеры от округлых, диаметром около 4 м, до длинных полос, вытянутых вниз по склону на 20 м и шириной 5 м. Наиболее часто встречаются куртины овальной формы от 2 × 4 до 6 × 8 м, что зависит от формы и размера элементов рельефа, к которым они приурочены.

Сомкнутость верхнего яруса в большинстве ольховых сообществ колеблется от 60 до 100 %. Однако в пределах ольхового массива встречаются кустарничковые (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*) сообщества со слабо сомкнутым (20—30 %) ярусом ольхи. Эти сообщества бывают зеленомошно-лишайниковыми, лишайниково-зеленомошными или сфагновыми.

Сомкнутые ольховые сообщества мы подразделили на несколько групп. 1. Ольховники кустарничковые, с покрытием яруса кустарничков 40—50 %. В этом ярусе наиболее часто господствует голубика. Реже встречаются сообщества с господством в кустарничковом ярусе багульника (*Ledum palustre* subsp. *decumbens*) или брусники (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*). Кустарничковые ольховники чаще всего бывают зеленомошно(*Dicranum* sp., *Drepanocladus uncinatus*)-мертвопокровными. В них зеленые мхи имеют небольшое покрытие, а бóльшая часть почвы под пологом кустарничков покрыта опадом. 2. Ольховники кустарничково-мохово(*Hypnum* sp., *Dicranum* sp., *Drepanocladus uncinatus*)-мертвопокровные, в которых кустарнички имеют суммарное покрытие не более 25 % и не образуют сомкнутого яруса. В сообществах этого типа встречаются в небольшом обилии виды трав (*Saxifraga nelsoniana, Nardosmia frigida*, *Pyrola rotundifolia, Calamagrostis* sp.). Напочвенный покров в них сформирован зелеными мхами и опадом. 3. Сомкнутые ольховники с невыраженным кустарничковым и травяным ярусами и слабо развитым моховым (*Plagiothecium* sp., *Polytrichum* sp.) покровом (10—25 %). Именно в этих сообществах найдены нами *Huperzia selago* s. str. и *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens*.

Высота кустов ольхи в ее сообществах колеблется от 70 см до 1.8 м. Наибольшую высоту (1.4—1.8 м) они имеют в сомкнутом (100 %) кустарниковом ярусе ольховников кустарничково-зеленомошных. Наименьшую высоту (30—80 см) имеют кусты ольхи в кустарничковых сообществах с разреженным ярусом ольхи.

В пространстве между куртинами ольховника наиболее часто встречаются ерниковые сообщества с голубикой, слабо выраженным мохово(*Hylocomium splendens, Rhytidium rugosum*)-лишайниковым (*Cetraria laevigata, Cladonia macroceras*) напочвенным покровом и обильным опадом. Встречаются также кустарничковые

(голубичные) сообщества с разреженным ярусом березки и полным отсутствием мхов и лишайников на субстрате. Довольно часто на полянах между куртинами ольховника присутствуют голубичные сообщества без карликовой березки, с лишайниково(*Cladonia macroceras, Cetrariella delisei*, *Dactylina arctica*)-зеленомошным (*Dicranum* sp., *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens, Rhytidium rugosum*) или мохово-мертвопокровным напочвенным ярусом. Реже здесь есть кустарничковые сообщества с господством брусники, кассиопеи (*Cassiope tetragona*) или диапензии (*Diapensia obovata*). Во влажных местах встречаются голубичные сообщества со сфагновым напочвенным покровом. К наиболее сухим местам приурочены голубичные сообщества с лишайниковым (*Cladina arbuscula, Cetraria laevigata*) покровом. Наиболее часто эти сообщества образуют узкую кайму вокруг куртин ольховника.

Неожиданной для нас оказалась находка в районе работы так называемых «криофитно-степных» сообществ. Ближайшее местонахождение таких сообществ на Чукотском п-ове расположено на левом берегу р. Амгуэмы в районе 176-го км трассы Эгвекинот—Иультин, в 190 км к северу от нашего пункта (Слинченкова, 1984, 1991). Второе место, близкое к нашему, находится в 220 км к юго-востоку, на правом берегу р. Курупка, при ее впадении в лагуну Куймэкэй. Сообщества этого типа не были отмечены Ю. П. Кожевниковым (1976), А. Е. Катениным (1984) на Колючинской низменности и В. В. Петровским (1976) в долине р. Ватамкайваам.

«Криофитно-степные» сообщества в Арктике имеют своеобразный флористический состав. В них часто только присутствуют, а не доминируют, виды, характерные для сообществ криофитных степей. В месте с такими сообществами часто встречаются сообщества лугового типа с доминированием теплолюбивых мезофильных и мезоксерофильных травянистых растений. Из 89 видов, отмеченных нами в этих сообществах, большинство (56 видов, 63 %) характерно для «криофитно-степных» сообществ из других мест на Чукотском п-ове (Слинченкова, 1991; Катенин, Секретарева, 1996). Причем 6 из них (*Bromopsis pumpelliana* subsp. *arctica, Festuca auriculata, Helictotrichon dahuricum, Carex obtusata, Polygonum laxmannii, Senecio integrifolius*) не были отмечены ни в одном из 4 пунктов, исследованных ранее на Конергинской низменности и в Сеутаканских горах, из-за отсутствия там сообществ этого типа. «Криофитно-степные» сообщества на нашей территории приурочены к широкой ложбине на крутом (около 30°) южном склоне шлейфа горы к долине р. Ятролявээм, в месте выхода карбонатных пород.

Для анализа флоры и растительности этого участка мы использовали материалы статьи Е. Ю. Слинченковой (1991), в которой приведены результаты анализа флоры криофитно-степных сообществ, расположенных на левом берегу р. Амгуэмы. Она сделала экологическую классификацию 75 видов сосудистых растений криофитно-степных сообществ по признакам микро- и макротермности и мезо- и ксерофильности. На основании этой классификации она разделила все встреченные на изученной ею территории сообщества на криофитные степи, криоксерофитные тундры, ксеромезофитные и мезофитные луговины.

Мы проанализировали флористический состав сосудистых растений сообществ ложбины с «криофитно-степной» растительностью. В растительных сообществах было определено число видов каждой категории и их роль (обилие и покрытие) в сообществе. В результате мы пришли к заключению, что на обследованном участке криофитно-степных сообществ немного. Зато есть растительные сообщества, не встреченные нами в других частях изученной территории. Они присутствуют здесь из-за специфичности экологических условий: карбонатности подстилающих пород, каменистости и подвижности грунтов, повышенной температуры почвы и

воздуха и хорошим дренажем. Так, в нижней части шлейфа в ложбине, недалеко от долины реки, часто встречаются кустарничково(*Dryas punctata*)-кобрезиевые (*Kobresia myosuroides*) сообщества с лишайниковым (*Cetraria cucullata, C. nivalis, Thamnolia vermicularis*) и лишайниково-мертвопокровным нижним ярусом. В них отмечено от 3 до 9 видов с небольшим обилием и покрытием, отнесенных Е. Ю. Слинченковой к группе криофитно-степных видов (*Arenaria capillaris, Festuca auriculata, Polygonum laxmannii*, *Selaginella rupestris* и др.). Тут же, в увлажненных понижениях, встречаются дриадово-осоковые (*Carex fuscidula*, *Eriophorum angustifolium*) сообщества с лишайниково-моховым напочвенным покровом и разнотравно-дриадовые мертвопокровные сообщества.

Выше по склону, где наблюдаются выходы коренных карбонатных пород в виде пятен щебня, часто встречаются кобрезиевые сообщества без кустарничков, со значительным покрытием эпилитных лишайников (20 %) и пятнами голого грунта (40 %). В них обильны криофитно-степные виды — *Arenaria capillaris, Selaginella rupestris*. На выпуклых частях террасок с каменистым субстратом встречаются куртинные злаково(*Festuca auriculata*)-разнотравные (*Arenaria capillaris, Artemisia glomerata*) группировки с суммарной площадью куртин 40 %, накипными лишайниками (10 %), ветошью и опадом (10 %) и голым щебнем (60 %).

В верхней части остепненного склона в небольших углублениях широко представлены овсяницевые (*Festuca auriculata* с покрытием до 30 %) сообщества с обильным разнотравьем (*Androsace septentrionalis, Artemisia glomerata, Selaginella rupestris, Smelowskia porsildii*) и лишайниками (*Parmelia* sp., 20—50 %) в напочвенном покрове. Здесь также много (10—20 %) щебня, а ветошь и опад покрывают 30—40 % их площади.

Конспект флоры

Флора сосудистых растений исследованной территории насчитывает 306 видов, относящихся к 46 семействам и 124 родам. Ниже помещен список семейств в порядке, принятом для «Арктической флоры СССР» (1960—1987), а роды и виды перечислены в алфавитном порядке.

Polypodiaceae: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Woodsia glabella* R. Br., *W. ilvensis* (L.) R. Br., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott.

Equisetaceae: *Equisetum arvense* L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm., *E. scirpoides* Michx., *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr.

Lycopodiaceae: *Huperzia arctica* (Tolm.) Sipl., *H. selago* (L.) Bernh. ex Schrank et S. Mart. subsp. *selago*, *Lycopodium annotinum* L. subsp. *pungens* (Desv.) Hult.

Selaginellaceae: *Selaginella rupestris* (L.) Spring. [= *S. sibirica* (Milde) Hieron.].

Sparganiaceae: *Sparganium hyperboreum* Laest.

Potamogetonaceae: *Potamogeton sibiricus* A. Benn., *P. tenuifolius* Rafin.

Poaceae: *Agrostis kudoi* Honda, *Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz., *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, *A. latifolia* (R. Br.) Griseb., *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub s. str., *B. pumpelliana* (Scribn.) Holub subsp. *arctica* (Schear) Tzvel., *Calamagrostis arctica* Vasey, *C. holmii* Lange, *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *C. purpurascens* R. Br., *C. purpurea* (Trin.) Trin. subsp. *langsdorffii* (Link) Tzvel., *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev., *Dupontia fisheri* R. Br., *D. psilosantha* Rupr., *Elymus kronokensis* (Kom.) Tzvel. s. l., *Festuca altaica* Trin., *F. auriculata*

Drob., *F. brachyphylla* Schult. et Schult. fil., *F. brevissima* Jurtz., *F. hyperborea* Holmen ex Friederiksen, *F. rubra* L. s. l., *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag., *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *H. pauciflora* R. Br., *Leymus interior* (Hult.) Tzvel., *Phippsia algida* (Soland.) R. Br., *Pleuropogon sabinii* R. Br., *Poa arctica* R. Br. s. str., *P. arctica* R. Br. var. *vivipara* Hook., *P. glauca* Vahl., *P. malacantha* Kom., *P. paucispicula* Scribn. et Merr., *P. pseudoabbreviata* Roshev., *Trisetum molle* Kunth, *T. spicatum* (L.) K. Richt.

Cyperaceae: *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult., *C. atrofusca* Schkuhr, *C. eleusinoides* Turcz. ex Kunth, *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor., *C. holostoma* Drej., *C. lachenalii* Schkuhr, *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *C. lugens* H. T. Holm, *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv., *C. misandra* R. Br., *C. nesophila* H. T. Holm, *C. obtusata* Liljebl., *C. podocarpa* R. Br., *C. rariflora* (Wahlenb.) Smith, *C. rotundata* Wahlenb., *C. rupestris* All., *C. saxatilis* L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela, *C. vaginata* Tausch subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch., *C. williamsii* Britt., *Eriophorum angustifolium* Honck., *E. callitrix* Cham. et C. A. Mey., *E. russeolum* Fries subsp. *leiocarpum* Novosselova, *E. scheuchzeri* Hoppe subsp. *arcticum* Novosselova, *E. triste* (Th. Fries) Hadač et A. Love, *E. vaginatum* L., *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori, *K. simpliciuscula* (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subholarctica* Egor., *Scirpus maximowiczii* Clarke, *Trichophorum cespitosum* (L.) C. Hartm.

Juncaceae: *Juncus biglumis* L., *J. castaneus* Smith, *J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. subsp. *borealis* (Tolm.) V. Novikov, *J. triglumis* L., *Luzula confusa* Lindb., *L. multiflora* (Retz.) Lej. subsp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm., *L. nivalis* (Laest.) Spreng., *L. tundricola* Gorodk. ex V. Vassil., *L. unalaschkensis* (Buchenau) Satake, *L. wahlenbergii* Rupr.

Liliaceae: *Allium schoenoprasum* L., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Tofieldia coccinea* Richards., *Veratrum oxysepalum* Turcz.

Orchidaceae: *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.

Salicaceae: *Salix alaxensis* Cov., *S. anadyrensis* B. Floder., *S. arctica* Pall. subsp. *crassijulis* (Trautv.) A. Skvorts., *S. chamissonis* Anderss., *S. fuscescens* Anderss., *S. glauca* L., *S. hastata* L., *S. krylovii* E. Wolf, *S. lanata* L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts., *S. nummularia* Anderss., *S. phlebophylla* Anderss., *S. polaris* Wahlenb., *S. pulchra* Cham., *S. reptans* Rupr., *S. reticulata* L., *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. sphenophylla* A. Skvorts., *Salix anadyrensis* Flod. × *S. hastata* L., *Salix glauca* L. × *S. arctica* Pall.

Betulaceae: *Alnus fruticosa* Rupr., *Betula exilis* Sukacz., *Betula exilis* Sukacz. × *B. middendorffii* Trautv. et C. A. Mey.

Polygonaceae: *Koenigia islandica* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill., *Polygonum bistorta* L. subsp. *plumosum* (Small) Hult., *P. laxmannii* Lepech., *P. tripterocarpum* A. Gray, *P. viviparum* L., *Rumex acetosa* L. subsp. *pseudoxyria* Tolm., *R. beringensis* Jurtz. et Petrovsky, *R. graminifolius* Lamb.

Portulacaceae: *Claytonia arctica* Adams.

Caryophyllaceae: *Arenaria capillaris* Poir., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. s. str., *C. jenisejense* Hult., *Gastrolychnis affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhancz., *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhancz., *G. macrosperma* (A. Pors.) Tolm. et Kozhancz., *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn., *M. biflora* (L.) Schinz et Thell., *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf., *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern, *M. stricta* (Sw.) Hiern, *M. verna* (L.) Hiern, *Sagina intermedia* Fenzl, *Silene stenophylla* Ledeb., *Stellaria ciliatosepala* Trautv., *S. edwardsii* R. Br., *S. monantha* Hult., *Wilhelmsia physodes* (Ser.) McNail.

Ranunculaceae: *Aconitum productum* Reichenb., *Anemone richardsonii* Hook., *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch subsp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky, *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Tolm., *Caltha arctica* R. Br., *Ranunculus*

affinis R. Br., *R. gmelini* DC., *R. grayi* Britt., *R. hyperboreus* Rottb. s. str., *R. nivalis* L., *R. pallasii* Schlecht., *R. pygmaeus* Wahlenb., *Thalictrum alpinum* L.

Papaveraceae: *Papaver detritophilum* Petrovsky, *P. macounii* Greene subsp. *discolor* (Hult.) Randel, *P. radicatum* Rottb. subsp. *occidentale* Lundstr.

Fumariaceae: Corydalis arctica M. Pop., *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino.

Brassicaceae: *Arabis kamtschatica* Fisch., *Cardamine bellidifolia* L., *C. digitata* Richards., *C. hyperborea* O. E. Schulz, *C. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz, *C. victoris* N. Busch, *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC., *C. groenlandica* L., *Draba barbata* Pohle, *D. fladnizensis* Wulf., *D. hirta* L. s. l., *D. chamissonis* G. Don, *D. nivalis* Liljebl., *D. pilosa* DC., *D. stenopetala* Trautv., *Ermania parryoides* (Cham.) Botsch., *Erysimum pallasii* (Pursh.) Fern., *Eutrema edwardsii* R. Br., *Parrya nudicaulis* (L.) Regel, *Smelowskia porsildii* (Drury et Rollins) Jurtz.

Crassulaceae: *Rhodiola atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey.

Parnassiaceae: *Parnassia kotzebuei* Cham. et Schlecht., *P. palustris* L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.

Saxifragaceae: *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund ex Malmgr.) Th. Fries, *C. wrightii* Franch. et Savat., *Saxifraga cernua* L., *S. cespitosa* L., *S. davurica* Willd., *S. eschscholtzii* Sternb., *S. firma* Litv. ex Losinsk. [= *S. funstonii* (Small) Fedde], *S. foliolosa* R. Br., *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. s. str., *S. hieracifolia* subsp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky, *S. hirculus* L., *S. hyperborea* R. Br., *S. nelsoniana* D. Don, *S. nivalis* L., *S. porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky, *S. serpyllifolia* Pursh., *S. setigera* Pursh.

Grossulaceae: *Ribes triste* Pall.

Rosaceae: *Comarum palustre* L., *Dryas chamissonis* Spreng. ex Juz., *D. incisa* Juz. s. str., *D. incisa* var. *cana* Jurtz., *D. punctata* Juz., *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle, *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht., *P. crebridens* Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz., *P. elegans* Cham. et Schlecht., *P. hyparctica* Malte., *P. nivea* L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz., *P. subvahliana* Jurtz., *P. uniflora* Ledeb., *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus* L., *Spiraea beauverdiana* Schneid.

Fabaceae: *Astragalus alpinus* L. s. str., *A. frigidus* (L.) A. Gray subsp. *parviflorus* (Turcz.) Hult., *A. tugarinovii* Basil., *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz., *Oxytropis czukotica* Jurtz., *O. leucantha* (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz., *O. maydelliana* Trautv., *O. mertensiana* Turcz., *O. middendorffii* Trautv. subsp. *anadyrensis* (Vass.) Jurtz., *O. semiglobosa* Jurtz., *O. vassilczenkoi* Jurtz. s. str.

Empetraceae: *Empetrum subholarcticum* V. Vassil.

Violaceae: *Viola epipsiloides* Love et D. Love.

Onagraceae: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *C. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange, *Epilobium palustre* L.

Hippuridaceae: *Hippuris vulgaris* L.

Apiaceae: *Pachypleurum alpinum* Ledeb.

Pyrolaceae: *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara, *Pyrola rotundifolia* L.

Ericaceae: *Andromeda polifolia* L. subsp. *pumila* V. Vinogradova, *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Ledum palustre* L. subsp. *decumbens* (Ait.) Hult., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Rhododendron camtschaticum* Pall. subsp. *glandulosum* (Standl.) Hult., *R. lapponicum* (L.) Wahlenb. subsp. *alpinum* (Glehn) A. Khokhr., *Vaccinium uliginosum* L. subsp. *microphyllum* Lange, *V. vitis-idaea* L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.

Diapensiaceae: *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai

P r i m u l a c e a e: Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov, *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult., *A. semiperennis* Jurtz., *A. septentrionalis* L., *Primula pumila* (Ledeb.) Pax.

P l u m b a g i n a c e a e: Armeria scabra Pall. ex Schult.

G e n t i a n a c e a e: Gentiana algida Pall., *G. glauca* Pall., *G. propinqua* Richards. s. str., *G. tenella* Rottb.

P o l e m o n i a c e a e: Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult., *P. boreale* Adams.

B o r a g i n a c e a e: Eritrichium aretioides (Cham.) DC. s. str., *E. villosum* (Ledeb.) Bunge s. str.

S c r o p h u l a r i a c e a e: Castilleja elegans Malte, *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Pedicularis amoena* Adams ex Stev., *P. capitata* Adams, *P. lanata* Cham. et Schlecht., *P. langsdorffii* Fisch. ex Stev., *P. lapponica* L., *P. oederi* Vahl, *P. pennellii* Hult., *P. sudetica* Willd. subsp. *interioroides* Hult., *P. verticillata* L.

L e n t i b u l a r i a c e a e: Utricularia minor L.

C a p r i f o l i a c e a e: Linnaea borealis L.

V a l e r i a n a c e a e: Valeriana capitata Pall. ex Link.

C a m p a n u l a c e a e: Campanula uniflora L.

A s t e r a c e a e: Antennaria dioiciformis Kom., *A. friesiana* (Trautv.) Ekman s. str., *A. friesiana* subsp. *beringensis* Petrovsky, *A. villifera* Boriss., *Arnica frigida* C. A. Mey. ex Iljin, *Artemisia arctica* Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov, *A. borealis* Pall., *A. furcata* Bieb., *A. glomerata* Ledeb., *A. tilesii* Ledeb., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Erigeron humilis* J. Grah., *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *N. glacialis* Ledeb., *Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch., *S. congestus* (R. Br.) DC., *S. frigidus* (Richards.) Less., *S. integrifolius* (L.) Clairv., *S. kjellmanii* A. Pors., *S. resedifolius* Less., *S. tundricola* Tolm. subsp. *lindstroemii* (Ostenf.) Korobkov, *Saussurea angustifolia* (Willd.) DC., *S. tilesii* (Ledeb.) Ledeb., *Taraxacum lateritium* Dahlst., *T. pseudoalaskanum* Jurtz., *T. sibiricum* Dahlst., *T. tamarae* Charkev. et Tzvel., *T. zhukovae* Tzvel.

Анализ локальной флоры Ятролявээм

По площади территория ЛФ «Ятролявээм» вполне сопоставим с территориями ближайших изученных локальных флор (ЛФ) в бассейне р. Ватамкайваам (Петровский, Плиева, 1994), в окрестностях пос. Конергино (Кожевников, 1973а, б, 1978, 1989, 2001) и оз. Сеутакан (Кожевников, 1973а, 1989, 2001). Соответственно имеется возможность сопоставить ЛФ исследованной нами территории с ЛФ других территорий на юго-западе Чукотского п-ова.

Локальная флора «Ятролявээм» насчитывает 306 видов. Из четырех ЛФ, выявленных на Конергинской низменности и в Сеутаканских горах (рис. 1), она самая богатая. ЛФ «Конергино» в приморской части Конергинской низменности насчитывает 281 вид, ЛФ «залив Свободный» в северо-западной части Сеутаканских гор — 297 видов, ЛФ «Сеутакан» в юго-западной части Сеутаканских гор — 290 видов. В ЛФ обследованной территории присутствует 28 видов, не найденных в соседних локальных флорах.

По таксономическому составу, спектру ведущих семейств и родов, равно как и по соотношению географических элементов, ЛФ «Ятролявээм» весьма сходна с ЛФ близлежащих районов. Мера сходства видового разнообразия ЛФ «Ятролявээм» с ЛФ «Конергино» составляет 57 %, с ЛФ «залив Свободный» — 66, с ЛФ «Сеутакан» и «Ватамкайваам» — 65, с ЛФ «Эгвекинот» — 63 %.

Соотношение широтных географических элементов ЛФ «Ятролявээм» указывает на ее арктический характер, поскольку в ней заметно преобладают виды арктической фракции. Как и в двух ближайших сравниваемых ЛФ, доля бореальных и гипоарктических видов в ней достаточно велика. Соотношение долготных географических групп в ЛФ «Ятролявээм» свидетельствует об очевидной принадлежности этой флоры к чукотскому типу.

Согласно предложенной ранее схеме флористического районирования, территория ЛФ «Ятролявээм» находится в пределах Амгуэмского переходного округа Чукотской флористической провинции (Юрцев и др., 1978), границы которого еще требуют уточнения (Катенин, 2008). В связи с этим несомненный интерес представляет ряд флористических находок в исследованном нами районе — прежде всего нахождение так называемых «дифференциальных» видов, присутствие (или отсутствие) которых может служить указанием на наличие определенных биогеографических рубежей. Не менее интересным представляется и выявление новых местонахождений редких видов, расширяющее наши представления об ареалах таких раритетов. Ниже мы рассматриваем некоторые из них.

Huperzia selago subsp. *selago* — в отличие от обычного в этом районе *H. arctica* этот бореальный таксон встречается очень редко — как правило, в сообществах ольховников, — по-видимому, как реликт более теплых и сухих эпох.

Lycopodium annotinum subsp. *pungens* — очень редкое в районе растение, тяготеющее к сообществам ольховников, где сохраняется своеобразная экологическая ниша для этого вида.

Potamogeton tenuifolius — местонахождение вида в бассейне р. Ятролявээм — самое восточное в Азии и в частности на Чукотском п-ове. До последнего времени были известны только 2 находки вида на Чукотке: в бассейнах рек Малый Анюй и Анадырь.

Trisetum molle — вид, сохранившийся в наиболее теплых и защищенных местообитаниях, таких как речная терраса и склон горы с криофитно-степной растительностью.

Helictotrichon dahuricum — в ЛФ «Ятролявээм» отмечена одна из крайних восточных точек ареала этого восточносибирского вида. Еще два известных местонахождения — в окрестностях пос. Эгвекинот и в районе среднего течения р. Курупки на юго-востоке Чукотского п-ова — указывают на вероятность распространения вида к востоку по осушавшемуся в прошлом шельфу нынешнего Анадырского залива.

Festuca auriculata — очень немногочисленная популяция этого вида встречена на юго-западном склоне горы к реке в злаково-разнотравных сообществах с пятнами щебня.

Bromopsis pumpelliana subsp. *arctica* — очень редкий в районе таксон, произрастающий только на теплых местообитаниях с криофитно-степной растительностью.

Elymus kronokensis — крайне редко наблюдаемый в районе вид, сохранившийся в основном у пятен щебня на участке с криофитно-степными сообществами как реликт более благоприятных климатических эпох.

Carex obtusata — редкий на Чукотском п-ове вид, лишь дважды отмеченный восточнее р. Амгуэмы (Катенин, Секретарева, 1996; Кожевников, 2001). В бассейне р. Ятролявээм встречается исключительно в криофитно-степных разнотравно-овсяницевых лишайниковых сообществах

Betula exilis × *B. middendorffii* — присутствие на территории ЛФ «Ятролявээм» нескольких гибридогенных популяций, в облике и морфологии растений которых сочетаются признаки двух указанных видов, свидетельствует об устойчивом состо-

янии этих популяций, поскольку один из родительских таксонов в настоящее время в районе не найден.

Rumex graminifolius — по-видимому, в данном районе находится восточный предел евразийской части ареала этого вида. Далее к востоку на Чукотском п-ове *R. graminifolius* замещается близким амфиберингийским видом *R. beringensis*.

Polygonum laxmannii — территория ЛФ «Ятролявээм» — одна из крайних восточных точек в ареале этого сибирского вида. Севернее восточная граница ареала *P. laxmannii* проходит в бассейне р. Амгуэмы.

Minuartia verna — редко отмечавшийся на Чукотском п-ове гипоарктомонтанный вид, найденный в нашем районе только в криофитно-степных растительных сообществах.

Dicentra peregrina — выявленное нами местонахождение вида — самое восточное из ныне известных. Вместе с опубликованной ранее находкой в окрестностях пос. Конергино (Арктическая.., 1975) эти 2 пункта являются крайними северо-восточными точками ареала этого охотско-чукотского вида.

Parnassia palustris subsp. *neogaea* — широко распространенный в Евразии циркумполярный вид, очень редко отмечаемый в Чукотском нагорье, а также в центре и на западе Чукотского п-ова.

Ribes triste — бореальный вид, находящийся здесь лишь у подножия горы на щебнистой гривке с норами сусликов.

Oxytropis middendorffii subsp. *anadyrensis* — эта чукотская раса восточносибирского вида почти не отмечается восточнее залива Креста и долины р. Амгуэмы. Крайне восточные точки ареала указаны в окрестностях оз. Иони и в бассейне р. Ванкарем (Арктическая.., 1986). Вместе с нашей находкой они обозначают восточный предел распространения вида в Азии.

Androsace semiperennis — редко встречающийся на Чукотском п-ове вид (Арктическая.., 1980). Новое местонахождение расширяет ареал вида к востоку.

Gentiana propinqua — чукотско-американский вид, довольно обычный на беринговском побережье Чукотки, но очень редко встречающийся в западной части полуострова. Крайние западные местонахождения вида, отмеченные в хр. Искатень (близ пос. Эгвекинот) и в среднем течении р. Амгуэмы (Арктическая.., 1980) вместе с пунктом в бассейне р. Ятролявээм, индицируют западный предел распространения *G. propinqua* в Азии.

Castilleja elegans — чукотско-американский вид, встречающийся преимущественно на территориях, примыкающих к побережьям, но, как правило, отсутствующий во внутренних районах Чукотки. Судя по характеру азиатской части ареала *C. elegans* и по расположению известных местонахождений, этот вид мог расселяться на материковую Чукотку из близлежащих районов осушавшегося шельфа, но не проник далеко в глубь полуострова.

Saussurea angustifolia — этот восточночукотско-западноамериканский вид, очень обычный на востоке Чукотского п-ова, является редкостью западнее Колючинской губы. Поэтому местонахождение его в бассейне р. Ятролявээм вместе с известной уже находкой в окрестностях горы Ванкарем могут считаться крайними западными точками ареала вида.

Taraxacum tamarae — редко встречающийся в районе арктический вид, собранный в разнотравном луговом сообществе на гриве в пойме реки.

Анализируя факт присутствия дифференциальных видов (Юрцев и др., 1978) на территории ЛФ «Ятролявээм», мы пришли к выводу, что здесь отмечаются западные границы ареалов *Gentiana propinqua, Saussurea angustifolia, Rumex beringensis*. Здесь же мы отмечаем восточные пределы ареалов целой серии видов, в числе кото-

рых *Salix anadyrensis, Polygonum laxmannii, Aconitum productum, Dicentra peregrina, Oxytropis middendorffii* subsp. *anadyrensis, Androsace semiperennis*.

Одновременное присутствие в ЛФ «Ятролявээм» таких «западных» видов, как *Helictotrichon dahuricum, Salix anadyrensis, S. krylovii, Rumex graminifolius, Polygonum laxmannii, Aconitum productum, Dicentra peregrina, Pachypleurum alpinum* и целой серии «восточных»: *Calamagrostis arctica, Carex ledebouriana, C. nesophila, Scirpus maximowiczii, Papaver macounii* subsp. *discolor, Cardamine victoris, Smelowskia porsildii, Potentilla biflora, Gentiana propinqua, Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum* (Standl.) Hult., *Saussurea angustifolia, Senecio kjellmanii,* наглядно иллюстрирует пограничное положение территории этой ЛФ в системе флористического районирования, предложенной для Чукотки (Юрцев и др., 1978).

Таким образом, территория ЛФ «Ятролявээм» находится в зоне перекрытия ареалов «западных» и «восточных» дифференциальных видов (Юрцев и др., 1978). Однако характер взаимопроникновения перечисленных таксонов на этой территории склоняет к мысли, что наша локальная флора более сходна с локальными флорами переходного Амгуэмского флористического округа, нежели с локальными флорами соседнего Колючинского округа (Юрцев и др., 1978).

Существование здесь изолированных местонахождений *Elymus kronokensis, Helictotrichon dahuricum, Trisetum molle, Carex obtusata, Polygonum laxmannii, Ribes triste* свидетельствует о более широком распространении этих видов на Чукотском п-ове в прошлом — в периоды ксеротермических климатических максимумов. По-видимому, современная климатическая обстановка в районе позволяет этим таксонам сохраняться лишь в небольших по площади экологических рефугиумах, каковыми в нашем случае являются выходы карбонатных пород на горных склонах южной экспозиции.

Присутствие и активные позиции в отдельных элементах ландшафта и в отдельных сообществах таких видов, как *Alnus fruticosa, Salix anadyrensis, S. krylovii, S. lanata* subsp. *richardsonii*, может быть указанием на вероятность их последующей активизации на данной территории.

Отсутствие в составе ЛФ «Ятролявээм» некоторых видов, произрастающих на территориях ближайших ЛФ, может объясняться несколькими причинами. Необходимо учесть, что в обследованную территорию входят лишь фрагменты двух ландшафтов с сильно различающимися флорами и растительностью. Поэтому набор растительных сообществ и флора обследованной территории не могут соответствовать сумме флор и списков растительных сообществ этих обширных соседних территорий.

В составе ЛФ «Ятролявээм» не указаны такие обычные для юго-западной части Чукотского п-ова таксоны, как *Rumex arcticus, Stellaria fischeriana, Anemone sibirica, Draba juvenilis, Rhodiola rosea, Astragalus umbellatus, Pedicularis albolabiata, Galium boreale*. Это свидетельствует о редкой встречаемости этих растений на территории ЛФ, нежели о реальном их отсутствии.

Заключение

Обследованная нами территория включает предгорную часть низменности и окраинную часть горного массива (склон горы, обращенный к низменности). Многие местообитания, присущие только равнине и только горам, отсутствуют на обследованном участке. Поэтому ее локальная флора и список растительных сооб-

ществ содержат только часть видов и растительных сообществ, свойственных этим соседним территориям. Однако в полосе их контакта сформировались новые местообитания с экологическими условиями, которых нет как на равнине, так и в горах. Локальная флора «Ятролявээм» насчитывает 306 видов. Из четырех ЛФ, выявленных на территории Конергинской низменности и в Сеутаканских горах, она самая богатая. В ее списке присутствует 28 видов, не найденных в этих локальных флорах. На обследованной территории также присутствуют сообщества ольхи кустарниковой и травяные сообщества с видами — элементами криофитно-степных сообществ. Ольховники и криофитно-степные сообщества редко встречаются на Чукотском п-ове и ранее никогда не наблюдались в одном месте.

Анализ ЛФ «Ятролявээм» выявил большое количество видов, имеющих здесь западный или восточный предел распространения. Проведение сравнительного анализа всех локальных флор района Конергинской низменности и Сеутаканского горного массива может способствовать уточнению положения восточной границы Амгуэмского флористического округа (Катенин, 2008). Есть также основания для пересмотра списка видов — индикаторов принадлежности территорий к тому или иному флористическому округу. Выявление на территории, включающей предгорную часть низменности и окраинные горы горного массива, нескольких мест произрастания ольховых кустарниковых сообществ дает нам основание говорить о наличии здесь фрагмента подзоны южных гипоарктических тундр площадью примерно 10 × 55 км.

Благодарности

Автор благодарен Н. Н. Цвёлеву, В. В. Петровскому и А. А. Коробкову за определение гербарных образцов критических таксонов и С. В. Чиненко за исполнение иллюстраций к статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина О. М. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб., 2004.

Арктическая флора СССР. Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Гасанов Ш. Ш. Строение и история формирования мерзлых пород Восточной Чукотки. М., 1969. 169 с.

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.

Катенин А. Е. Растительность восточного берега залива Креста (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 316—324.

Катенин А. Е. Находка *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) в дальневосточном секторе российской Арктики // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 134—137.

Катенин А. Е. Дополнения к флоре сосудистых растений Амгуэмского округа Чукотской провинции Арктической флористической области // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 706—712.

Катенин А. Е., Петровский В. В. О находке на Чукотском полуострове 2 видов семейства *Brassicaceae*, новых для Евразии // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 94—98.

Катенин А. Е., Секретарева Н. А. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 66—81.

Кожевников Ю. П. Новые флористические находки на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 2. С. 294—300.

Кожевников Ю. П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1973 гг. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 965—980.

Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 154—163.

Кожевников Ю. П. Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 21—35.

Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л., 1989. 176 с.

Кожевников Ю. П. Флора средней Чукотки и ее дифференциация // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 43—54.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре бассейна реки Ватамкайваам (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 46—59.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Чукотского полуострова // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 19—32.

Прикладной климатический справочник Северо-Востока СССР / Под ред. Н. К. Клюкина. Магадан, 1960. 427 с.

Секретарева Н. А. Флористические находки в кутовой части бухты Пенкигней (Чукотский полуостров) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 677—683.

Секретарева Н. А. Сообщества *Alnus fruticosa* (*Betulaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 67—79.

Слинченкова Е. Ю. Криофитно-степные сообщества среднего течения р. Амгуэмы (перешеек Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1509—1519.

Слинченкова Е. Ю. Анализ состава криофитно-степных сообществ среднего течения реки Амгуэмы (Чукотский полуостров) в связи с их классификацией // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 52—67.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—106.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

SUMMARY

The contact area between Konergin seaside lowland and Seutakan Mountains (the south-western Chukotka Peninsula) has been studied. The area is characterized by peculiar physiography with specific environment (soils, snow and moisture conditions), which determine the vegetation mosaic and the original flora. The plant cover is determinate by tundra communities where mosses, lichens, hypoarctic shrubs and dwarf shrubs play leading role together with some herbaceous vascular plants. In the most favourable habitats, the shrub communities dominated by *Alnus fruticosa* are formed. Other unique communities are the cryophytic steppe ones with such dominants as *Festuca auriculata, Carex obtusata*, etc. The list of vascular plants contains 306 species, those of arctic fraction prevailing among them. Some floristic rarities have been found, in the studied area, including *Huperzia selago, Carex obtusata, Helictotrichon dahuricum*, etc. Some species (*Gentiana propinqua, Saussurea angustifolia, Rumex beringensis*, etc.) have western limits of distribution within this territory and are represented by extreme populations. At the same time, the eastern limits of such. East Siberian taxa as *Polygonum laxmannii, Aconitum productum, Dicentra peregrina*, etc. are also registered.

УДК 581.524.3 (212.6) (517)

© С. Н. Бажа,[1] Е. В. Данжалова,[1] Т. И. Казанцева,[2] П. Д. Гунин[1]

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ОСНОВНЫХ ДОМИНАНТОВ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МОНГОЛИИ

S. N. BAZHA, E. V. DANZHALOVA, T. I. KAZANTSEVA, P. D. GUNIN. INFLUENCE OF GRAZING ON MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF PRINCIPAL DOMINANTS IN PHYTOCENOSES OF STEPPE ECOSYSTEMS IN CENTRAL MONGOLIA

[1] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
Факс: (499) 124-79-34
E-mail: monexp@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила в редакцию 23.01.2008
Окончательный вариант получен 07.04.2009

Представлены результаты исследований растительных сообществ на 6 участках, расположенных на субмеридиональном профиле вдоль трансмонгольской железной дороги на участке Сухэ-Батор-Улан-Батор-Дзамын-Уд. Одновременно изучали проективное покрытие видов и морфометрические показатели у доминантов и содоминантов сообществ основных типов степей (горно-луговых, настоящих, сухих, опустыненных и пустынных). Исследования проводились в сообществах как в режиме заповедания, так и выпаса. Это позволило выявить жизненное состояние и структуру основных ценозообразователей широко распространенных типов степей при разных режимах использования территории. При пастбищном использовании кормовых угодий происходит ухудшение жизненного состояния плотнодерновинных злаков (*Festuca sibirica, Stipa baicalensis, S. krylovii, S. gobica, S. glareosa*[1]) и луков (*Allium bidentatum, A. senescens, A. mongolicum, A. polyrrhizum*). При усилении антропогенной нарушенности пастбищ численность большинства травяных доминантных видов в сообществах становится меньше, а их жизненное состояние резко ухудшается. При этом уменьшаются генеративность особей, высота вегетативных и генеративных побегов, диаметр дерновин злаков и луков. Более устойчивыми к выпасу оказались корневищные осоки (*Carex duriuscula* и *C. stenophylloides*) и корневищный злак (*Leymus chinensis*), морфометрические показатели этих видов различаются слабо, как в сообществах при пастбищном режиме, так и при заповедании. Положительное влияние выпаса оказано на развитие степных кустарников и полукустарничков, особенно видов родов *Caragana* и *Artemisia*. При слабом и умеренном выпасе отмечено увеличение их численности, проективного покрытия и общего количества побегов.

Ключевые слова: субмеридиональный профиль, типы степей, растительные сообщества, доминанты, содоминанты, генеративность особей, высота вегетативных и генеративных побегов, диаметр дерновин.

Последние два десятилетия в Монголии характеризуются сменой направления социально-экономического развития и переходом к рыночной системе экономики, в том числе и в животноводстве. В результате приватизации скота сельскохозяйственных объединений эта отрасль преобразовалась из государственного сектора в частный. Одновременно были сняты все ограничения по количеству домашнего

[1] Названия растений приводятся по Губанову И. А. (1996).

скота для отдельных аратских хозяйств (Гунин и др., 1998; State.., 2002; Mongolia.., 2003). Это привело к значительному росту аратских хозяйств и резкому увеличению численности домашнего скота (Бажа и др., 2008). Так, по статистическим данным, уже в конце 1990-х годов число аратских хозяйств увеличилось в 2.5—3 раза по сравнению с концом 1980-х, а общее поголовье скота — в 1.5 раза. Более всего структурные изменения наблюдались в использовании пастбищ Селенгинском, Центральном и Восточно-Гобийском аймаках. Сложившиеся в течение многих веков традиции ведения кочевого скотоводства стали коренным образом нарушаться. Неравномерность использования кормовых угодий привела к перевыпасу на одних типах пастбищ и к недоиспользованию кормовых ресурсов на других. Ранее это было обусловлено в основном концентрацией скота вблизи населенных пунктов, кошар, водопоев, снижением нагрузок вдали от указанных объектов и практически полным отсутствием выпаса вблизи аймачных и государственных границ (Горшкова, 1966; Горшкова, Гринева, 1977; Калинина, 1954; Чогний, 1975; Казанцева и др., 1992; Методические.., 1989). В настоящее время площадь пастбищ со значительным выпасом и перевыпасом увеличилась за счет перераспределения населения и его перемещения в центральные регионы Монголии (Бажа и др., 2007). Все это привело к пастбищной дигрессии растительных сообществ и усилению антропогенной нарушенности степных экосистем в целом, что было отражено в предыдущих публикациях (Микляева и др., 2007; Бажа и др., 2008; Казанцева и др., 2008).

В задачу работы входило рассмотрение результатов изучения морфометрических параметров и жизненного состояния доминантов и содоминантов растительных сообществ основных типов степей при заповедании и выпасе. Основной целью исследований было определить участие основных ценозообразователей в составе псевдокоренных (заповедание) и деградированных (выпас) сообществ и показать их реакцию на усиление пастбищной нагрузки. Жизненное состояние и морфометрические параметры доминантов и содоминантов являются важными показателями нарушенности растительности пастбищ, так как за последние десятилетия происходит значительное увеличение поголовья домашних животных и нарушение традиционных методов пастьбы. Данные изучения основных морфометрических характеристик позволяют оперативно определять степень деградации пастбищ и своевременно принимать меры по их ротации.

Объекты и методика исследований

Кочевое скотоводство в Монголии насчитывает многосотлетнюю (и даже тысячелетнюю) историю. Известно, что пастбищные нагрузки приводят к изменениям в почвенно-растительном покрове степей (Юнатов, 1950; Юнатов, 1954; Цаценкин, Юнатов, 1951; Калинина, 1974; Динесман и др., 1992). При постановке мониторинговых исследований пастбищ всегда стоял вопрос, где сохранились эталонные сообщества с коренными, ненарушенными степными экосистемами. Таковые были найдены в зоне отчуждения трансмонгольской железной дороги Сухэ-Батор—Улан-Батор—Дзамын-Уд и ее ответвлений на города Эрдэнэт и Шарын-Гол, где с помощью хорошо организованной службы и специальной ограды доступ животных сведен к минимуму и где в течение 50—60 лет существуют охраняемые участки. В местах S-образных изгибов пути (особенно при пересечении горных и мелкосопочных массивов) в результате спрямления изгороди в целях экономии материала возникла целая сеть «условно заповедных» репрезентативных

участков с площадью от 100 до 1000 га. Основным критерием для выбора учетных площадей внутри полигонов служило их близкое расположение (не более 10—20 м друг от друга) и положение в одинаковых почвенно-геоморфологических условиях.

Климатические условия по количеству осадков были близки к среднемноголетним. Исследования проводились на 6 полигонах в типичных и широко распространенных сообществах основных типов степей: горно-луговых, настоящих (засушливых), сухих, опустыненных и пустынных (табл. 1). В работе использованы методические разработки по определению степени антропогенной нарушенности пастбищ (Методические.., 1989). В сообществах как на заповедной, так и на выпасаемой территории выполнялись подробные геоботанические описания на площади в 100 м^2. Они позволили выявить состав видов и жизненных форм, общее проективное покрытие рассмотренных сообществ и видов, их фенологическое состояние. Для характеристики жизненного состояния доминантов и содоминантов сообществ изучались морфометрические характеристики, такие как генеративность особей, высота генеративных и вегетативных побегов, их количество на одну особь; диаметр дерновин злаков и крон кустарников в период их максимального развития (15 июля—25 августа в 2001, 2006 гг.). В этот период у большинства видов эти показатели достигают максимальных значений (Борисова, Попова, 1978; Борисова, Попова, Санжид, 1974; Гордеева и др., 1981; Борисова, Попова, Буевич, 1987). Морфометрические показатели в горно-луговой степи определялись у *Festuca sibirica* и *Stipa baicalensis*, в настоящей — у *Stipa baicalensis,* в сухой — у *Stipa krylovii* и *Caragana microphylla,* в опустыненной — у *Caragana leucophloea* и в пустынной степи — у *Stipa gobica*, *Cleistogenes songorica*, *Carex duriuscula, C. stenophylloides, Allium mongolicum, Caragana korshinskii* и *C. pygmaea*. Одновременно изучались фитоценотические показатели, такие как численность, проективное покрытие и продуктивность (Василевич, 1969; Рокицкий, 1967; Гордеева, Казанцева, 1974; Бажа и др., 2008). Для того чтобы исключить влияние экстремальных условий влагообеспеченности на состояние доминантных видов, изучение морфометрических показателей проводили в основном в 2006 г., который характеризуется средними значениями по количеству осадков за год.

Результаты исследований

Субмеридиональная трансекта пересекает центральную часть Монголии с ССЗ на ЮЮВ и находится между 51 и 43° с. ш. С орографической точки зрения, она охватывает четыре крупных геоморфологических района: Орхон-Селенгинское среднегорье, низкогорные массивы юго-западного Хэнтэя, центральную часть Гобийского пенеплена и Восточно-Гобийскую депрессию (Геоморфология.., 1982). С севера на юг абсолютные высоты основных мезоформ рельефа снижаются от 2000 до 600 м над ур. м. Характерной особенностью литологии поверхностных отложений на территории трансекты являются эоловые лессовидные и супесчаные песчаные наносы, встречающиеся на склонах низкогорных и мелкосопочных возвышенностей, а также на пенепленезированных равнинах и в депрессиях.

По ботанико-географическому делению территория Центральной Монголии входит в Даурско-Монгольскую провинцию Центральноазиатской подобласти, Евразиатской степной области (Лавренко и др., 1991). На территории субмеридиональной трансекты представлены настоящие (засушливые), сухие, опустыненные и пустынные степи, которые занимают зональное положение. Горно-луговые и луго-

ТАБЛИЦА 1

Характсристика растительных сообщсств основных типов степей
на трансскте Сухэ-Батор—Улан-Батор—Дзамын-Уд

Степи	Индекс полигона	Растительные сообщества	Координаты участка	Высота над ур. м., м	Режим использования
Горно-луговые	II-2	Осоково-ковыльно-крупноовсяницевое *Festuca sibirica* + *Stipa baicalensis* + *S. krylovii*—*Carex pediformis*	47°37′22.3″ с. ш. 107°11′10.5″ в. д.	1654	Заповедание
	II-1	Тонконогово-осоково-ковыльно-житняковое *Agropyron cristatum* + *Stipa baicalensis* + + *S. krylovii*—*Carex pediformis* + *Koeleria cristata*	47°37′22.6″ с. ш. 107°11′11″ в. д.	1655	Выпас
Настоящие (засушливые)	XXVI-2	Разнотравно-байкальскоковыльное *Stipa baicalensis*—*Convolvulus ammanii* + *Bupleurum scorzonerifolium*	48°04′54.7″ с. ш. 106°35′23.8″ в. д.	1278	Заповедание
	XXVI-1	Разнотравно-полынно-злаковое *Agropyron cristatum* + *Stipa krylovii* + *S. baicalensis* + *Leymus chinensis*—*Artemisia adamsii* + *Potentilla acaulis*	48°05′07.7″ с. ш. 106°35′13.8″ в. д.	1280	Выпас
Сухие	XV-2	Крыловскоковыльное с караганой [*Caragana microphylla*]—*Stipa krylovii*	46°56′41.7″ с. ш. 107°43′39.9″ в. д.	1330	Заповедание
	XV-1	Солянково-холоднополынно-карагановое [*Caragana microphylla*]—*Artemisia frigida* + *Salsola pestifera*	46°56′41.5″ с. ш. 107°43′37.4″ в. д.	1334	Выпас
Опустынен-ные	XIV-2	Прутняково-дерновиннозлаково-луковое с караганой [*Caragana leucoploea*]—*Allium odorum* + *A. bidentatum*—*Cleistogenes squarrosa* + *Stipa gobica*—*S. krylovii*—*Kochia prostrata*	46°09′19.6″ с. ш. 108°37′14.9″ в. д.	1221	Заповедание
	XIV-1	Разнотравно-луково-дерновиннозлаковое с караганой [*Caragana leucoploea*]—*Stipa krylovii* + *Cleistogenes squarrosa* + *S. gobica*—*Allium bidentatum*—*Sibbaldianthe adpressa*	46°09′17.7″ с. ш. 108°37′13.9″ в. д.	1219	Выпас
Пустынные	XXX-2	Луково-спаржево-ковыльково-карагановое [*Caragana korshinskii, C. pygmaea*]—*Stipa gobica*—*Asparagus gobicus*—*Allium mongolicum*	43°55′02.0″ с. ш. 111°37′23.2″ в. д.	989	Заповедание
	XXX-1	Ковыльково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками [*Caragana korshinskii, C. pygmaea*]—*Asparagus gobicus* + *Allium mongolicum* + *Stipa gobica*	43°55′09.2″ с. ш. 111°37′26.4″ в. д.	985	Выпас
	XXX-3	Ковыльково-змеевково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками [*Caragana korshinskii, C. pygmaea*]—*Asparagus gobicus* + *Allium mongolicum*—*Cleistogenes songorica* + *Stipa gobica*	43°54′54.4″ с. ш. 111°37′07.0″ в. д.	979	»
	IX-2	Змеевково-ковыльковое с караганой [*Caragana pygmaea*]—*Stipa gobica* + *Cleistogenes songorica*	44°34′27.2″ с. ш. 111°01′03.2″ в. д.	1031	Заповедание
	IX-1	Полынно-змеевково-ковыльково-карагановое [*Caragana pygmaea*]—*Stipa gobica* + + *Cleistogenes songorica*-*Artemisia scoparia*	44°34′26.3″ с. ш. 111°01′00.3″ в. д.	1031	Выпас

вые степи встречаются отдельными мозаичными вкраплениями по возвышенным массивам и приуроченным к ним межгорным котловинам и долинам. По термическому режиму степные экосистемы в связи с нахождением в зимний период в зоне выхолаживания мало отличаются между собой. В то же время различия по условиям увлажнения в летний период довольно значительны. Так, по сумме осадков за год основные типы степей могут различаться в 2—2.5 раза, а по индексу сухости — в 2—5 раз. Атмосферные осадки распределяются неравномерно, как в течение сезона вегетации (приуроченность ко второй половине лета), так и в многолетней динамике (Гунин, Золотокрылин, 1986).

Учитывая многолетние флуктуации фитоценотических показателей, в качестве контроля принимались во внимание данные, полученные за предыдущие годы исследований на трансекте (Микляева и др., 2002; Микляева и др., 2004; Гунин и др., 2003). Было выявлено, что 2006 г. является средним по условиям увлажнения во всех типах степей, а полученные в этом году показатели являются типичными для каждой подзоны. Так, в изучаемом сообществе горно-луговых степей в районе метеостанции Сэргэлэн количество выпавших осадков в 2006 г. составило 240 мм, что на 4 % больше среднемноголетней. В настоящих степях вблизи сомона Батсумбэр количество осадков совпало со среднемноголетним значением (244 мм). В подзоне сухих степей количество осадков в 2006 г. по сравнению со средней многолетней уменьшилось всего на 4 % и составило 183 мм. В опустыненных степях в 2006 г. выпало 107 мм, что на 13 % меньше средней многолетней величины. В пустынных степях, в районе метеостанции Дзамын-Уд, выпало 101 мм, или на 6 % меньше среднемноголетнего значения. В 2001 г. были проведены исследования в сообществах пустынной степи, в районе метеостанции Улан-Ул, здесь сумма осадков составила 112 мм, что на 1.4 % выше средней многолетней величины.

Горно-луговые степи

В горно-луговой степи исследования проводились на полигоне II, представляющем собой крутой каменистый склон возвышенности северной экспозиции в юго-западной оконечности Хэнтэя с высотой 1654—1655 м над ур. м. (табл. 1). Почвы полигона горно-луговые темно-каштановые сильнокаменистые (Рубцова, 1978).

На заповедной территории наиболее распространено осоково-ковыльно-крупноовсяницевое (*Festuca sibirica* + *Stipa baicalensis* + *S. krylovii*—*Carex pediformis*) сообщество на сильно защебненных почвах. В изучаемом сообществе на 100 м^2 отмечено 48 видов (табл. 2). Общее проективное покрытие травостоя составляет около 60 %, а надземная масса — более 150 г/м^2. Отмечено очень хорошее жизненное состояние плотнодерновинных злаков. В составе сообщества по основным фитоценотическим показателям доминирующее положение имеют плотнодерновинные злаки (*Festuca sibirica*, *Stipa baicalensis, S. krylovii* и др.), они формируют 75 % надземной массы и составляют 57 % проективного покрытия от показателей по сообществу (табл. 2).

Плотнодерновинный злак *Festuca sibirica* доминирует и накапливает более 40 % фитомассы сообщества. Отмечено его хорошее развитие, генеративность особей велика (100 %). Среднее количество вегетативных и генеративных побегов на одну особь составляет 12. Линейные размеры генеративных побегов незначительно выше вегетативных. Средние параметры дерновин варьируют от 3 до 15 см (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и проективное покрытие видов степных зональных сообществ на субмеридиональной трансекте Сухэ-Батор—Улан-Батор—Дзамын-Уд

Полигоны / Виды	Горно-луговые		Настоящие		Сухие		Опустыненные		Пустынные		
	II-2*	II-1	XXVI-2	XXVI-1	XV-2	XV-1	XIV-2	XIV-1	XXX-2	XXX-1	XXX-3
Кустарники											
Caragana korshinskii	—	—	—	—	—	—	—	—	0.9	1.2	1.8
C. leucophloea	—	—	—	—	1.0	1.0	—	—	—	—	—
C. microphylla	—	—	—	—	4.0	7.4	—	—	—	—	—
C. pygmaea	0.5	—	—	1.0	—	—	+	—	3.0	4.0	2.0
C. stenophylla	—	—	—	—	2.0	—	0.3	1.0	—	—	—
Кустарничек											
Ephedra sinica	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Полукустарнички											
Alyssum lenense	0.5	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Artemisia adamsii	—	—	5.0	4.7	0.5	0.5	—	0.5	—	—	—
A. frigida	0.3	—	0.1	0.1	0.5	9.6	+	0.8	—	—	—
A. xerophytica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.2
Kochia prostrata	—	—	—	—	—	—	1.0	0.3	—	—	—
Ptilotrichum canescens	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Травы многолетние:											
злаки											
Achnatherum splendens	—	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—
Agropyron cristatum	2.8	3.7	2.8	5.0	—	—	+	0.2	—	—	—
Cleistogenes songorica	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	1.0	0.8
C. squarrosa	—	—	+	0.2	1.0	0.1	1.3	0.5	—	—	—
Festuca lenensis	0.5	2.3	—	—	—	—	+	0.2	—	—	—
Festuca sibirica	17.3	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Koeleria cristata	2.6	5.2	1.5	0.1	—	—	+	—	—	—	—
Leymus chinensis	0.3	0.4	0.5	2.2	1.5	0.7	—	—	—	—	—
Poa attenuata	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa attenuata subsp. *botryoides*	0.4	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stipa baicalensis	6.0	—	17.5	2.5	—	—	—	—	—	—	—
S. gobica	—	—	—	—	—	—	1.2	0.1	7.8	2.0	1.5
S. krylovii	3.4	2.7	—	3.3	10.0	1.6	1.3	0.8	—	—	—
луки											
Allium anisopodium	0.1	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—
A. leucocephalum	0.5	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
A. bidentatum	—	—	0.5	—	3.0	1.2	3.8	1.3	—	—	—
A. mongolicum	—	—	—	—	—	—	0.1	—	0.9	1.4	1.3
A. polyrrhizum	—	—	—	—	—	—	0.1	0.1	—	—	—
A. ramosum	—	—	—	—	1.0	0.1	2.0	0.8	—	—	—
A. tenuissimum	—	—	—	—	0.3	—	+	—	—	—	—

Полигоны / Виды	Горно-луговые		Настоящие		Сухие		Опустыненные		Пустынные		
	II-2*	II-1	XXVI-2	XXVI-1	XV-2	XV-1	XIV-2	XIV-1	XXX-2	XXX-1	XXX-3
осоки											
Carex duriuscula	—	—	1.3	0.2	2.0	0.5	+	0.5	—	—	—
C. pediformis	4.8	3.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. stenophylloides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	1.5
разнотравье											
Aconogonon angustifolium	0.2	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Adenophora stenanthina	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arenaria capillaris	0.1	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—
Artemisia changaica	0.5	0.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. commutata	1.0	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
A. dracunculus	0.5	+	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
A. glauca	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
A. laciniata	0.1	1.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. pectinata	—	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—
A. scoparia	—	—	—	—	0.3	—	—	0.3	—	—	—
Asparagus gobicus	—	—	—	—	0.2	—	+	—	1.3	3.0	1.0
Aster alpinus	1.0	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Astragalus galactites	—	—	0.3	0.1	0.1	+	—	—	—	—	—
A. melilotoides	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
A. monophyllus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1
Bupleurum bicaule	—	—	—	0.1	0.1	0.1	+	0.3	—	—	—
B. scorzonerifolium	0.5	2.6	3.0	—	—	—	—	—	—	—	—
Convolvulus ammanii	—	—	3.5	0.2	0.7	—	0.1	0.5	0.2	0.5	—
Cymbaria daurica	0.5	—	0.1	0.1	1.5	0.5	0.1	0.5	0.2	0.1	—
Echinops gmelinii	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Euphorbia discolor	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ferula bungeana	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	+	—
Galium verum	2.3	3.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gentiana decumbens	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Goniolimon speciosum	0.5	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Gypsophylla desertorum	—	—	—	—	+	—	0.6	1.0	—	—	—
Haplophilum davuricum	—	—	—	—	0.2	0.2	0.1	1.0	0.5	0.1	0.2
Heteropappus altaicus	—	+	—	—	0.5	0.3	—	—	—	—	—
H. hispidus	—	+	0.1	0.3	—	—	—	—	—	—	—
Iris bungei	—	—	—	—	—	—	—	0.3	—	—	—
I. tigridia	—	—	+	0.1	—	—	—	—	—	—	—
Leonurus mongolicus	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Leontopodium leontopodioides	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Linum baicalense	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oxytropis filiformis	0.5	0.8	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Panzeria lanata	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Phlomoides tuberosa	2.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Potentilla acaulis	—	—	0.1	7.6	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Полигоны / Виды	Горно-луговые		Настоящие		Сухие		Опустыненные		Пустынные		
	II-2*	II-1	XXVI-2	XXVI-1	XV-2	XV-1	XIV-2	XIV-1	XXX-2	XXX-1	XXX-3
Potentilla anserina	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
P. bifurca	1.0	—	1.0	0.8	+	0.1	+	0.1	—	—	—
P. multifida	0.5	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—
P. tanacetifolia	0.1	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pulsatilla bungeana	—	0.3	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Rhaponticum uniflorum	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rheum undulatum	1.0	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saussurea salicifolia	0.5	0.7	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—
Scorzonera austriaca	—	0.5	—	—	—	—	+	+	—	—	—
S. pseudodivaricata				—	—	—	+	0.5	—	+	—
Scorzonera capito	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Serratula centauroides	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—	—	—
Sibbaldianthe adpressa	—	—	0.2	0.7	—	—	0.2	1.4	—	—	—
Silene repens	0.5	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stellaria dichotoma	1.0	—	0.1	+	—	—	—	—	—	—	—
Stellera chamajasme	2.0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taraxacum dealbatum	—	—	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—
T. officinale	—	—	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—
Thalictrum petaloideum	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Thermopsis lanceolata	0.1	0.1	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Травы одно-, двулетние				—	—	—	—	—	—	—	—
Bassia dasyphylla				—	—	—	0.3	0.1	—	—	—
Carum carvii	+	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaerodos erecta	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chenopodium album	—	—	0.3	0.1	0.5	0.5	0.2	—	—	—	—
Dontostemon integrifolius	0.5	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Dracocefalum foetidum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Euphorbia humifusa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1
Medicago lupulina	0.1	1.0		—	—	—	—	—	—	—	—
Salsola collina	—	—	—	—	0.5	0.5	0.1	0.1	—	+	0.5
S. pestifera	—	—	—	—	0.5	3.3	0.2	—	—	0.1	—
Setaria viridis	—	—	—	—	—	—	—	0.7	0.1	0.1	0.5
Tribulus terrestris	—	—	—	—	—	—	—	—	1.1	1.5	0.1
Общее проективное покрытие, %	59.3	32.2	40.5	31.0	31.9	28.2	13	14	16.4	15.2	11.6
Количество видов	48	29	34	30	28	19	32	31	12	17	14

Примечание: * — названия сообществ даны в табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Изменение морфометрических показателей у *Festuca sibirica* и *Stipa baicalensis* в сообществах горно-луговой степи (II)

Показатели	Растительные сообщества					
	осоково-ковыльно-крупно-овсяницевое			прутняково-осоково-ко-выльно-житняковое		
	заповедание			выпас		
	*n**	$x_{ср.} \pm m$	*v*, %	*n**	$x_{ср.} \pm m$	*v*, %
Festuca sibirica						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	11.7 ± 1.6	74.6	30	0.3	—
Высота генеративных побегов, см		54.1 ± 1.6	16.5		4.1 ± 1.7	217.3
Высота вегетативных побегов, см		38.5 ± 1.2	17.4		14.8 ± 0.4	15.2
Диаметр дерновин, см		9.4 ± 0.5	27.7		2.8	—
Stipa baicalensis						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	27.1 ± 2.9	59.6	30	2.9 ± 0.03	37.1
Высота генеративных побегов, см		79.9 ± 2.0	36.7		51.1 ± 1.4	14.5
Высота вегетативных побегов, см		30.4 ± 1.1	20.5		18.8 ± 0.6	0.2
Диаметр дерновин, см		7.2 ± 0.5	39.1		3.8 ± 0.4	54.9

Примечание. *n** — количество особей в выборке, $x_{ср.}$ — среднее арифметическое, ± *m* — ошибка средней арифметической, *v* — коэффициент вариации II—XXVI – индекс полигона в табл. 1.

Stipa baicalensis формирует более 16 % надземной массы и является содоминантом. Генеративность ковыля байкальского так же высока, как и у овсяницы сибирской (100 %). Максимальное количество генеративных побегов в дерновине у отдельных особей достигало 84, а их длина варьировала от 58 до 107 см. Линейные размеры вегетативных побегов были меньше генеративных более чем 2 раза. Дерновины *Stipa baicalensis* хорошо выражены, их средний диаметр составил более 7 см, а максимальный и минимальный варьируют от 3.5 до 16 см (табл. 3).

Осока стоповидная (*Carex pediformis*) в этом сообществе является содоминантом. На ее долю приходится более 13 % надземной массы сообщества. Многолетние травы представлены значительным числом видов, но их участие в формировании надземной массы сообщества всего лишь 11 %. Из них более всего в создании продукции принимают участие *Thalictrum petaloideum*, *Galium verum*, *Carum carvi*, *Artemisia dracunculus* (Бажа и др., 2007).

На выпасаемой территории сформировалось тонконогово-осоково-ковыльно-житняковое (*Agropyron cristatum* + *Stipa baicalensis* + *S. krylovii*—*Carex pediformis*—*Koeleria cristata*) сообщество. Число видов здесь сократилось по сравнению с его заповедным аналогом в 1.7, проективное покрытие — в 1.8, а надземная масса — в 1.5 раза (табл. 2). Главенствующее положение в этом сообществе занимает типичный ксерофит — рыхлодерновинный злак *Agropyron cristatum*. Участие *Festuca sibirica* и *Stipa baicalensis* в условиях выпаса снижается. Участие многолетнего разнотравья в формировании надземной фитомассы возросло (Бажа и др., 2008). В основном оно представлено плохо поедаемыми и непоедаемыми видами (*Bupleurum scorzonerifolium, Saussurea salicifolia*).

У *Festuca sibirica* отмечено угнетенное жизненное состояние. Она формирует здесь не более 2 % фитомассы. Количество генеративных особей снизилось в 5 раз,

а генеративных побегов на одну особь не превышало 2. При постоянном скусывании высота генеративных побегов у *Festuca sibirica* уменьшилась в 13, а вегетативных — в 2 раза в сравнении с теми же показателями в осоково-ковыльно-крупноовсяницевом сообществе при заповедании. Диаметр дерновин овсяницы при выпасе так же значительно меньше (табл. 3).

Участие *Stipa baicalensis* в структуре надземной массы тонконогово-осоково-ковыльно-житнякового сообщества также существенно снизилось, однако ковыль сохранил роль содоминанта. Общее количество побегов в дерновине уменьшилось. Линейные размеры генеративных и вегетативных побегов, а также параметры дерновин ковыля байкальского уменьшились в 1.5—2 раза в сравнении с теми же показателями заповедании (табл. 3, рис. 1).

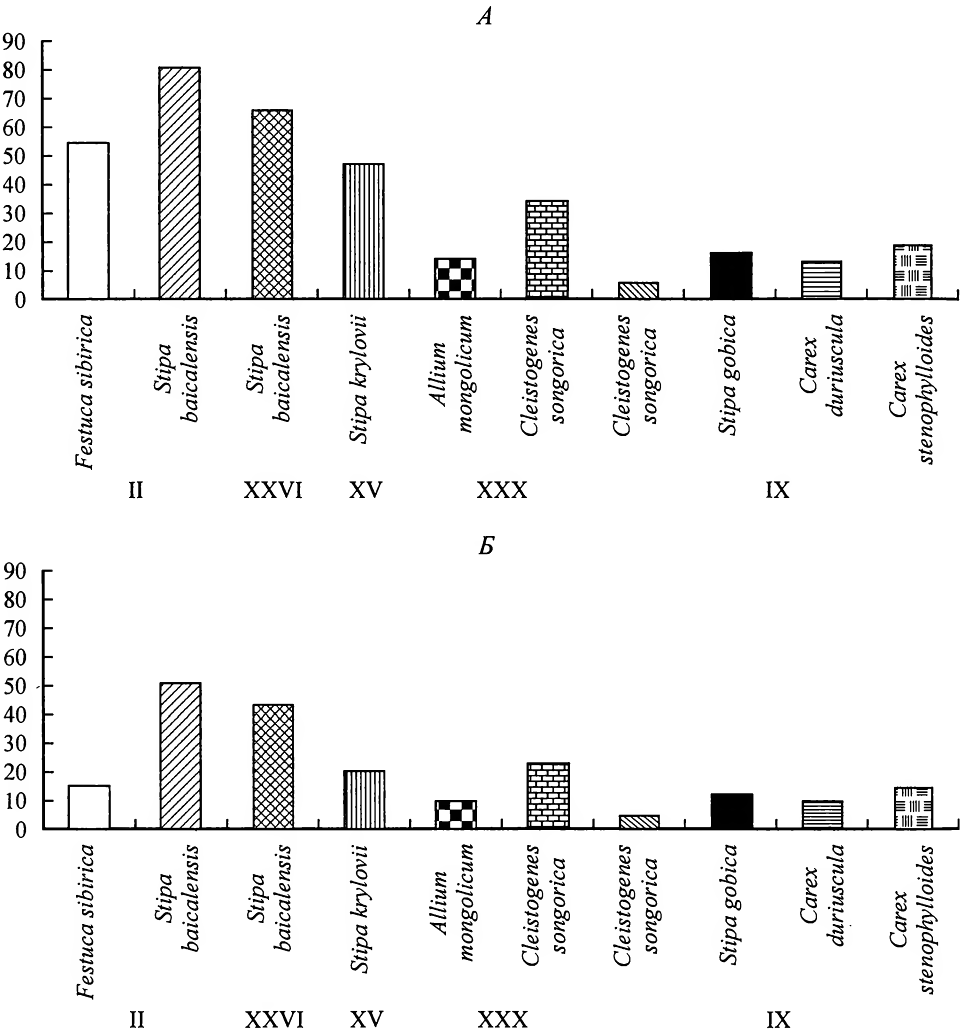


Рис. 1. Изменение высоты многолетних растений в сообществах основных типов степей в режиме заповедания (*А*) и выпаса (*Б*).

Степи: II — горно-луговые, XXVI — настоящие, XV — сухие, XXX, IX — пустынные. По оси ординат — средняя высота, см.; по оси абцисс — названия растений. Здесь и на рис. 2 названия растительных сообществ, их координаты и высотам над ур. м. приводятся в табл. 1.

Настоящие (засушливые) степи

В настоящих степях были исследованы сообщества на полигоне XXVI, расположенном в 30 км к северу от г. Улан-Батора, вблизи железнодорожной станции Аршант, в нижней части делювиального шлейфа с абсолютными высотами 1278—1280 м (табл. 1). Почвы каштановые, щебнисто-карбонатные.

На заповедном участке наблюдения проводились в разнотравно-байкальско-ковыльном (*Stipa baicalensis—Convolvulus ammanii + Bupleurum scorzonerifolium*) сообществе. Видовая насыщенность на 100 $м^2$ составляет 34, общее проективное покрытие травостоя — более 40 %, а величина надземной массы — 212.4 $г/м^2$ (табл. 2).

Доминант, плотнодерновинный злак *Stipa baicalensis,* образует более 60 % всей надземной массы. Его численность составляет 19 экз./$м^2$, из которых генеративных особей более 90 %. *Stipa baicalensis* имеет хорошее жизненное состояние. У отдельных особей отмечено до 22 генеративных побега, их высота варьировала в пределах 14—100 см. Дерновины ковыля байкальского не нарушены, их размеры достигают 18 см (табл. 4). Из многолетнего разнотравья хорошее развитие отмечено у *Convolvulus ammanii* и *Bupleurum scorzonerifolium*, они образуют 17 % продукции сообщества.

На выпасаемой территории, в средней части делювиального шлейфа, наибольшее распространение имеет разнотравно-полынно-злаковое (*Agropyron cristatum + Stipa baicalensis + S. krylovii + Leymus chinensis-Artemisia adamsii + Potentilla acaulis*) сообщество. Фитоценотические показатели этого сообщества уменьшились в сравнении с режимом заповедания: число видов — в 1.3, общее проективное покрытие — в 1.1, а величина надземной массы — в 2 раза (табл. 2). Участие злаков в образовании фитомассы сообщества составляет 55 %, из них бóльшую часть образует рыхлодерновинный злак *Agropyron cristatum* (19 %). Из других злаков также хорошее развитие отмечено у длиннокорневищного злака *Leymus chinensis*, его участие в формировании надземной массы составляет 9 %. При постоянном выпасе происходит очень сильное разрастание дигрессивно-активных видов: примитивного полукустарничка *Artemisia adamsii,* а из разнотравья — *Potentilla acaulis.* Участие этих видов по основным фитоценотическим показателям (численность, проективное покрытие и надземная масса) составляет от 36 до 43 %.

ТАБЛИЦА 4

Изменение морфометрических показателей *Stipa baicalensis* в сообществах настоящей степи (XXVI)

Показатели	Растительные сообщества					
	разнотравно-байкальско-ковыльное			разнотравно-полынно-злаковое		
	заповедание			выпас		
	*n**	$x_{ср.} \pm m$	*v*, %	*n**	$x_{ср.} \pm m$	*v*, %
Stipa baicalensis						
Количество генеративных побегов на 1 особь	190	4.4 ± 0.3	90.4	67	2.4 ± 0.4	119.9
Высота особей, см		64.8 ± 1.4	30.3		42.8 ± 2.8	52.6
Диаметр дерновин, см		7.5 ± 0.3	45.4		6.8 ± 0.5	54.9

Примечание. * — условные обозначения те же, что и в табл. 3.

Жизненное состояние доминантов и содоминантов при выпасе ухудшилось. На пастбищах весной и в начале лета более всего поедаются ковыли, после стравливания которых происходит быстрое отрастание побегов (Гордеева и др., 1977). При многократном отчуждении побегов *Stipa baicalensis* его корневая система сильно истощается, что приводит к снижению количества отрастающих побегов и отмиранию дерновин (Танфильев, 1976; Горшкова, 1979; Савченко, 1992). Величина надземной массы *Stipa baicalensis* при многократном стравливании почти в 10, а численность в 3 раза меньше, чем в рассмотренном выше разнотравно-байкальскоковыльном сообществе. Генеративность особей ковыля байкальского составила 68 %, а число генеративных побегов на одну особь снижается при выпасе в 2 раза (табл. 4).

Сухие степи

В сухой степи исследования проводились на полигоне XV, расположенном в 138 км к югу от г. Улан-Батора, вблизи железнодорожной станции Маньт на пологоволнистой равнине с абсолютными высотами 1330—1334 м над ур. м. (табл. 1). Почвы светло-каштановые сильнощебнистые, карбонатные (Андроников, Шершукова, 1984).

На заповедной территории растительность представлена крыловскоковыльным с караганой (*[Caragana microphylla]—Stipa krylovii*) сообществом. На 100 м^2 отмечено 28 видов. Общее проективное покрытие травостоя составляет 32 %, но на отдельных участках, где накопилось достаточно большое количество ветоши *Stipa krylovii,* оно может достигать 80 % (табл. 2). Величина надземной массы достаточно велика — 164.2 г/м^2. Среди злаков главенствующее положение занимает типичный представитель сухих степей плотнодерновинный вид *Stipa krylovii.* В данном сообществе численность ковыля составляет 17 экз./м^2, а величина надземной массы — почти 65 % всей фитомассы сообщества. Генеративность особей ковыля достаточно высока (95 %), у отдельных из них число генеративных побегов достигало 39. Дерновины его хорошо выражены, их размеры достигали 13 см. Средняя высота побегов составила более 46 см (табл. 5).

Участие в составе сообщества корневищного кустарника *Caragana microphylla* составляет более 24 % от всей надземной массы. Численность караганы мелколистной на 100 м^2 составляет 13 особей. Она имеет хорошее жизненное состояние, диаметр ее крон составил более 100 см (табл. 5, рис. 2).

На выпасаемой территории распространено солянково-холоднополынно-карагановое ([*Caragana microphylla*]—Artemisia frigida + *Salsola pestifera*) сообщество. Травостой разрежен, угнетен, видовое разнообразие сократилось здесь по сравнению с рассмотренным выше сообществом в 1.5, проективное покрытие — в 1.1, а надземная масса — в 1.2 раза (табл. 2).

При увеличении пастбищной нагрузки жизненное состояние *Stipa krylovii* резко ухудшается. Ковыль Крылова накапливает здесь не более 2 % продукции. Генеративность его особей составила 51 %, общее количество побегов на одну особь меньше в 11, а численность — в 1.5 раза, чем в крыловскоковыльном с караганой сообществе. Морфометрические характеристики *Stipa krylovii* значительно меньше, чем в рассмотренном сообществе при режиме заповедания (табл. 5, рис.1).

На участках, где фитоценотическая роль *Stipa krylovii* снижена, заметно усиление позиции корневищного степного кустарника *Caragana microphylla*, здесь он становится доминантом и формирует основную величину надземной массы (почти 70 %).

ТАБЛИЦА 5

Изменение морфометрических показателей у *Caragana microphylla* и *Stipa krylovii* в сообществах сухой степи (XV)

Показатели	Растительные сообщества					
	крыловскоковыльное с караганой			солянково-холодно-полынно-карагановое		
	заповедание			выпас		
	n*	$x_{ср.} \pm m$	v, %	n*	$x_{ср.} \pm m$	v, %
Caragana microphylla						
Высота особей, см	82	29.5 ± 0.7	22.4	77	23.3 ± 0.5	20.3
Диаметр крон, см		115.1 ± 7.3	57.4		76.9 ± 5.5	62.8
Stipa krylovii						
Количество генеративных побегов на 1 особь	211	10.0 ± 0.6	79.5	137	0.9 ± 0.1	103.5
Высота особей, см		46.7 ± 0.7	21.2		20.4 ± 0.7	39.5
Диаметр дерновин, см		5.1 ± 0.3	82.6		3.4 ± 0.1	16.5

Примечание. * — условные обозначения те же, что и в табл. 3.

При очень сильном пастбищном использовании территории отмечена трансформация растительности в солянково-холоднополынно-карагановое сообщество. Однако у *Caragana microphylla* отмечено снижение численности, средней высоты и диаметра крон в 1.3—1.5 раза в сравнении с заповедным сообществом (табл. 5, рис. 2).

В этом сообществе в режиме сильного выпаса надземная масса у корнеотпрыскового примитивного полукустарничка *Artemisia frigida* больше в 27 раз, чем

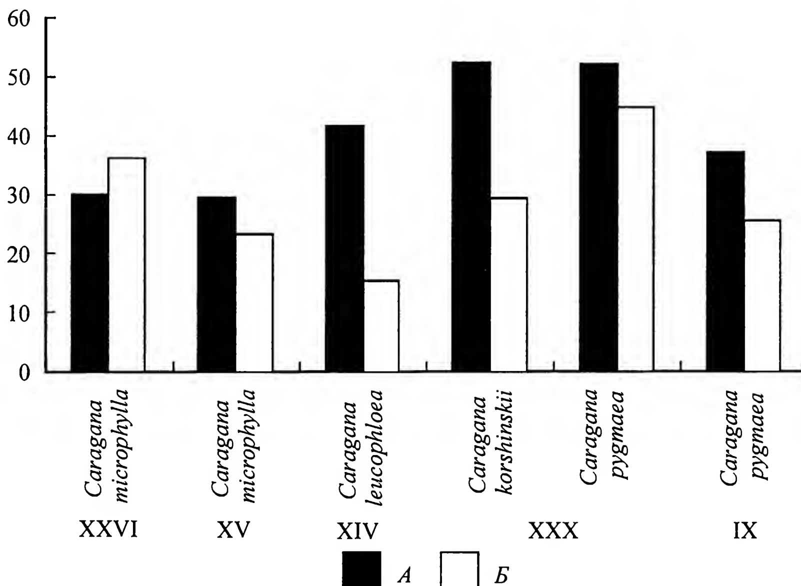


Рис. 2. Изменение высоты кустарников в сообществах основных типов степей в режиме заповедания (*А*) и выпаса (*Б*).

Степи: XXVI — настоящие (засушливые), XV — сухие, XIV — опустыненные, XXX, IX — пустынные. По оси ординат — средняя высота, см.; по оси абцисс — названия кустарников.

в крыловскоковыльном с караганой сообществе (Бажа и др., 2008). При сильной степени антропогенной нарушенности травостоя в солянково-холоднополынно-карагановом сообществе *Artemisia frigida* становится содоминантом.

Опустыненные степи

В опустыненных степях исследования проводились на полигоне XIV, в 28 км к югу от г. Чойр в привершинной части выположенного холма с бурыми пустынно-степными почвами и абсолютными высотами 1219—1221 м (табл. 1).

В условиях заповедания изучалось прутняково-дерновиннозлаково-луковое с караганой (*[Caragana leucophloea]—Allium ramosum, A. bidentatum + Cleistogenes squarrosa—Stipa gobica + S. krylovii + Kochia prostrata*) сообщество. Его состав довольно разнообразен: видовая насыщенность на 100 м^2 составляет 32. Здесь присутствуют виды, характерные как для сухих (*Stipa krylovii, Allium bidentatum, A. ramosum*), так и для пустынных степей (*Stipa gobica, Allium polyrrhizum, A. mongolicum*) (табл. 2). Общее проективное покрытие травостоя составляет 13 %, а величина надземной массы — 15.5 г/м^2. В изучаемом сообществе достаточно велико участие в образовании надземной массы луков *Allium bidentatum* и *A. ramosum* (32 %). Хорошее жизненное состояние имеют и плотнодерновинные злаки *Cleistogenes squarrosa, Stipa krylovii, S. gobica*. В сообществе достаточно хорошо представлено и разнотравье: *Gypsophila desertorum*, *Sibbaldianthe adpressa* и другие виды, которые накапливают почти 30 % надземной массы сообщества. Численность степного кустарника *Caragana leucophloea* составляет 18 экз./100 м^2, его участие в формировании надземной массы сообщества составляет 11 %. Высота *Caragana leucophloea* значительно варьирует. У большинства особей отмечены сухие побеги, в среднем их количество на одну особь составляет более 4 (табл. 6, рис. 2).

На выпасаемой территории широко представлено разнотравно-луково-дерновиннозлаковое с караганой ([*Caragana leucophloea*]—*Stipa krylovii* + *S. gobica* + + *Cleistogenes squarrosa* + *Allium bidentatum—Sibbaldianthe adpressa*) сообщество. Число видов на 100 м^2 составляет 31 (табл. 2). Травостой разрежен, проективное покрытие сообщества равно 14 %, а величина надземной массы снижается в 1.5 раза, чем в прутняково-дерновиннозлаково-луковом с *Caragana leucophloea* сообще-

ТАБЛИЦА 6

Изменение морфометрических показателей у *Caragana leucophloea* в сообществах опустыненной степи (XIV)

Показатели	Растительные сообщества					
	разнотравно-дерновиннозлаково-луковое с караганой			разнотравно-луково-дерновиннозлаковое с караганой		
	заповедание			выпас		
	n*	$x_{ср.} \pm m$	v, %	n*	$x_{ср.} \pm m$	v, %
Caragana leucophloea						
Высота особей, см	18	41.7 ± 3.8	38.7	20	15.3 ± 1.1	33.3
Количество вегетативных побегов		16.9 ± 6.2	155.4		8.9 ± 3.3	163.4
Количество сухих побегов		4.7 ± 1.6	145.7		1.0 ± 0.6	244.9

Примечание. * — условные обозначения те же, что и в табл. 3.

стве при заповедании. В накоплении надземной массы заметно снизилось участие дерновинных злаков. Доминант сообщества — *Allium bidentatum*, однако его надземная масса в условиях выпаса меньше, чем при заповедании. Увеличилось обилие дигрессивно-активного вида *Sibbaldianthe adpressa*, его надземная масса в 14 раз была больше, чем в сообществе при заповедании. С небольшим обилием произрастает здесь примитивный полукустарничек *Artemisia frigida* (табл. 2). Отмечено некоторое увеличение численности *Caragana leucophloea* (20 экз./на 100 м^2), а величина ее надземной массы увеличилась в 3 раза. Средняя высота особей *Caragana leucophloea* и количество побегов на одну особь при выпасе были меньше (табл. 5, рис. 2). Однако следует отметить, что в сообществе в условиях постоянного выпаса только у 25 % особей *Caragana leucophloea* отмечены сухие побеги. Это значительно меньше, чем в прутняково-дерновиннозлаково-луковом с караганой сообществе при заповедании.

Пустынные степи

Исследования растительности в пустынной степи проводили на двух полигонах. Один из них (XXX) расположен в 30 км к северу от монгольско-китайской границы, на достаточно ровной, сильно опесчаненной равнине с бурыми пустынно-степными песчано-щебнистыми почвами (табл. 1).

На заповедном участке широко распространено луково-спаржево-ковыльково-карагановое (*[Caragana korshinskii, C. pygmaea]—Stipa gobica, S. glareosa + Asparagus gobicus + Allium mongolicum*) сообщество на бурой пустынно-степной почве. В сообществе отмечено всего 12 видов. Общее проективное покрытие травостоя составляет 16 %, а величина надземной массы травостоя варьирует в разные по погодным условиям годы от 23 до 34 г/м^2.

Доминант — *Stipa gobica* — формирует 40—60 % всей надземной массы. Размеры ее дерновин варьировали от 5 до 32 см (табл. 7). Одним из характерных видов пустынной степи является также и *Allium mongolicum*. Его численность составила около 8 %, а величина продукции — 4.5 % от показателей сообщества. В благоприятные годы он быстро растет и накапливает значительную массу. У него отмечено хорошее жизненное состояние, средняя высота особей составляет более 13 см (рис. 1). Среднее количество вегетативных и генеративных побегов *Allium mongolicum* достаточно велико, более 40. А у отдельных особей их количество варьирует от 2 до 118 (табл. 7).

Степные корневищные кустарники *Caragana korshinskii* и *C. pygmaea* образуют 16.1 г/м^2 надземной массы сообщества, в том числе масса однолетних побегов составляет более 12 %. Численность *Caragana korshinskii* при заповедании невелика (1.3 экз./100 м^2), а средняя высота ее составила 52 см, а диаметр крон — 36 см. Численность *Caragana pygmaea* в 7 раз больше, чем у *C. korshinskii,* а средние высоты обеих караган оказались равными. Соотношение среднего количества живых и сухих побегов в одной куртине было 1 : 1.3 (табл. 7, рис. 2).

На выпасаемой территории с восточной стороны от железной дороги распространено ковыльково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками (*[Caragana korshinskii, C. pygmaea]—Asparagus gobicus + Allium mongolicum + Stipa gobica*) сообщество на бурой пустынно-степной слабо опесчаненной почве. Видовая насыщенность составляет 17 экз./100 м^2, а общее проективное покрытие более 15 % (табл. 2). Изучаемое сообщество формирует надземной массы от 12 до 34 г/м^2.

ТАБЛИЦА 7

Изменение морфометрических показателей основных видов в сообществах пустынной степи (XXX)

Показатели	Растительные сообщества								
	луково-спаржево-ковыльково-карагановое			ковыльково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками			ковыльково-змеевково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками		
	Заповедание			Выпас			Выпас		
	n^*	$x_{ср.} \pm m$	v, %	n^*	$x_{ср.} \pm m$	v, %	n^*	$x_{ср.} \pm m$	v, %
Caragana korshinskii									
Высота средней особи, см	8	52.3 ± 6.4	34.7	32	29.4 ± 1.5	29.3	71	28.2 ± 1.1	33.0
Диаметр крон, см		84.3 ± 10.8	36.2		48.0 ± 3.4	40.2		44.3 ± 2.0	38.3
Caragana pygmaea									
Высота средней особи, см	59	51.9 ± 3.0	43.8	60	42.5 ± 2.0	37.0	48	44.8 ± 2.6	39.9
Количество вегетативных побегов		6.5 ± 0.7	82.3		10.7 ± 1.2	90.3		14.5 ± 1.9	90.1
Количество сухих побегов на 1 особь		8.5 ± 1.3	121.6		11.2 ± 1.4	98.2		7.9 ± 0.9	74.9
Stipa gobica									
Диаметр дерновин, см	50	15.4 ± 0.9	43.0	50	8.4 ± 0.3	23.1	Нет данных		
Allium mongolicum									
Высота средней особи, см	24	13.4 ± 0.7	23.8	94	9.4 ± 0.3	25.8	То же		
Количество побегов на 1 особь		43.1 ± 7.7	87.7		8.3 ± 1.0	113.5			

Примечание. * — условные обозначения те же, что и в табл. 3, XXX — индекс полигона (табл. 1).

У *Allium mongolicum* побеги в этом сообществе постоянно скусываются, количество побегов на одну особь снижается в 5 раз. Однако численность лука монгольского в этом сообществе больше в 4, а величина продукции — в 1.2 раза, чем при заповедании. У *Stipa gobica* отмечено плохое жизненное состояние: дерновины нарушены, их размеры почти в 2 раза меньше, в сравнении с заповеданием (табл. 7). Участие *Stipa gobica* в формировании надземной массы так же значительно снижается (Бажа и др., 2008).

С западной стороны от железной дороги широко распространено ковыльково-змеевково-луково-спаржево-карагановое с однолетниками (*[Caragana korshinskii, C. pygmaea]—Asparagus gobicus + Allium mongolicum—Cleistogenes songorica + Stipa gobica*) сообщество на бурых пустынно-степных, сильно опесчаненных почвах. В сообществе отмечено 14 видов, а общее проективное покрытие травостоя составляет почти 12 % (табл. 2). Сообщество формирует в разные по условиям годы от 10 до 44 г/м^2 надземной массы. Участие в накоплении продукции корневищных кустарников *Caragana korshinskii* и *C. pygmaea* выше на пастбище более, чем в 2 раза. Они имеют хорошее жизненное состояние. Численность *Caragana korshinskii* увеличивается в 9 раз, а диаметр дерновин и высота побегов уменьшаются почти в 2 раза в сравнении с заповедным сообществом (табл. 7, рис. 2). Численность *Caragana pygmaea* и количество побегов в одном кусте в 1.3—1.5 раза больше, чем в ковыльково-луково-спаржево-карагановом с однолетниками сообществе, рас-

пространенном с восточной стороны. Средняя высота побегов *Caragana pygmaea* при постоянном скусывании уменьшается в 1.2 раза, чем в сообществе при заповедании. Соотношение количества живых и сухих побегов в одном кусте составляет здесь 2 : 1 (табл. 7). Участие *Caragana korshinskii* и *C. pygmaea* в структуре общей фитомассы колеблется от 60 до 90 %.

Кроме того, в пустынной степи был исследован второй полигон (IX), который расположен на полого-наклонной сильно пенепленизированной поверхности холмистой возвышенности (табл. 1). Здесь развиты палево-бурые примитивные почвы на песчаном делювии.

На заповедном участке представлено змеевково — ковыльковое с караганой ([*Caragana pygmaea*]—*Stipa gobica*+*Cleistogenes songorica*) сообщество. Отмечено 17 видов на 100 м². Общее проективное покрытие травостоя достаточно высокое (32 %). Надземная масса также значительна (56 г/м²). У *Stipa gobica,* доминанта сообщества, отмечено хорошее жизненное состояние: генеративность особей составила 87 %, а среднее количество генеративных побегов в 1 дерновине — 3.5 (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Изменение морфометрических показателей основных видов в сообществах пустынной степи (IX)

Показатели	Змеевково-ковыльковое с караганами			Полынно-змеевково-ковыльково-карагановое		
	заповедание			выпас		
	n*	$x_{ñg.} \pm m$	v, %	n*	$x_{ср.} \pm m$	v, %
Caragana pygmaea						
Высота особи, см	278	37.0 ± 1.2	54.5	461	25.7 ± 0.8	68.7
Количество побегов на 1 особь		7.2 ± 0.4	102.0		6.6 ± 0.5	155.7
Cleistogenes songorica						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	2.4 ± 0.6	144.1	30	2.3 ± 0.3	79.7
Высота особи, см		4.8 ± 0.2	18.9		4.1 ± 0.1	18.2
Диаметр дерновин, см		6.1 ± 0.6	53.5		5.9 ± 0.6	51.4
Stipa gobica						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	3.5 ± 0.8	117.5	30	1.3 ± 0.2	67.1
Высота средней особи, см		15.3 ± 0.4	15.9		11.7 ± 0.6	26.5
Диаметр дерновин, см		6.0 ± 0.4	34.3		5.3 ± 0.5	46.6
Carex duriuscula						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	1.9 ± 0.1	24.9	30	1.6	—
Высота генеративных побегов, см		12.2 ± 0.8	37.4		9.0 ± 0.7	47.7
Высота вегетативных побегов, см		7.3 ± 1.8	120.7		6.2 ± 0.4	32.7
Carex stenophylloides						
Количество генеративных побегов на 1 особь	30	1.5	—	30	1.3	—
Высота генеративных побегов, см		17.8 ± 0.6	17.2		14.1 ± 0.1	40.8
Высота вегетативных побегов, см		10.8 ± 0.9	46.1		5.0 ± 0.5	50.1

Примечание. * — условные обозначения те же, что и в табл. 3, IX — индекс полигона (табл.1).

Содоминант — рыхлодерновинный злак *Cleistogenes songorica,* его генеративность составила 73 %, средний диаметр дерновин — 6 см. Количество генеративных побегов в дерновине более 2, а их высота варьирует от 3 до 8 см (табл. 8). В возрастном спектре *Cleistogenes songorica* преобладают старые генеративные и сенильные особи (Казанцева, 2003; 2004).

Carex duriuscula имеет здесь хорошее жизненное состояние, генеративность особей составила 73 %, среднее количество генеративных побегов на одну особь мало; их высота варьировала от 3 до 18 см. Вегетативные побеги почти в 2 раза меньше, чем генеративные. У *Carex stenophylloides* отмечена высокая генеративность особей (100 %), количество генеративных побегов на 1 особь незначительно. Высота генеративных и вегетативных побегов почти одинаковы с *Carex duriuscula* (табл. 8).

На заповедной территории численность *Caragana pygmaea* составила 11 экз./100 м^2, их средняя высота — 37 см (рис. 2). Количество побегов в одном кусте варьировало от 5 до 120.

На выпасаемой территории сформировалось полынно-змеевково-ковыльково-карагановое ([*Caragana pygmaea*]—*Stipa gobica* + *Cleistogenes songorica*—*Artemisia scoparia*) сообщество. По сравнению с заповедным сообществом количество видов здесь сократилось в 1.7, надземная масса — в 2 раза (Бажа и др., 2008). Проективное покрытие, наоборот, увеличилось в 1.4 раза. Это связано с хорошим развитием одно-, двулетней полыни *Artemisia scoparia.* Следует отметить, что выпас на этой территории слабый.

У ковылька гобийского *Stipa gobica* генеративность особей снизилась до 63 %, а количество побегов на 1 особь — до 1.3. Средняя высота побегов *Stipa gobica* была в 1.3 раза меньше, чем в сообществе при заповедании, а средний диаметр дерновин имеет практически те же параметры, как и при заповедании (табл. 8, рис. 1).

У *Cleistogenes songorica* при слабой степени антропогенной нарушенности жизненное состояние хорошее. Генеративность его особей составила 87 %, а среднее количество генеративных побегов было такое же, как и при заповедном режиме. Остальные биометрические показатели особей *Cleistogenes songorica* при заповедании и выпасе имели лишь небольшие различия (табл. 8).

У *Carex duriuscula* и *C. stenophylloides* при выпасе генеративность особей и количество генеративных побегов на одну особь различаются незначительно, как в сообществе при заповедании, так и выпасе. Однако линейные размеры вегетативных и генеративных побегов в режиме выпаса также снижаются, но это более выражено у *Carex stenophylloides* (табл. 8).

На выпасаемой территории в полынно-змеевково-ковыльково-карагановом сообществе численность особей *Caragana pygmaea* почти в 2 раза больше, чем в сообществе при заповедании. Отмечено также и увеличение общего количества побегов, сухих побегов в куртинах мало, они отмечены только у 2 % особей. Средняя высота *Caragana pygmaea* в 1.3 раза меньше, чем в сообществе при заповедании (рис. 2).

Заключение

Изучение морфометрических и фитоценотических показателей доминантов и содоминантов в сообществах основных типов степей Центральной Монголии позволило показать различия их жизненного состояния и биометрических параметров, произрастающих в режиме заповедания и выпаса.

Так, у доминантов горно-луговой степи плотнодерновинных злаков *Festuca sibirica* и *Stipa baicalensis* при постоянном выпасе происходит ухудшение жизненного состояния. Наблюдается уменьшение морфометрических показателей, снижается генеративность особей и количество генеративных побегов у изученных видов. В условиях горно-луговых степей *Stipa baicalensis* имеет относительно большую устойчивость к выпасу, чем *Festuca sibirica.* Этот вид сохранил за собой место содоминанта, а доминантом в этом сообществе в условиях постоянного выпаса становится *Agropyron cristatum.*

В настоящих степях на пастбищах происходит сильное угнетение *Stipa baicalensis,* снижаются его фитоценотические показатели: численность, проективное покрытие, надземная масса, а из-за нарушенности дерновин уменьшаются их размеры. В трансформированных сообществах доминирующие позиции по всем показателям имеют такие дигрессивно-активные виды, как *Leymus chinensis, Carex duriuscula, Artemisia adamsii* и *Potentilla acaulis.*

В крыловскоковыльных сообществах сухой степи в процессе пастбищной дигрессии ухудшается жизненное состояние *Stipa krylovii*, практически отсутствуют генеративные особи, биометрические параметры в 1.5—2 раза меньше, чем в сообществе при заповедании. Значительно увеличивается роль корневищных кустарников, таких как *Caragana microphylla, C. pygmaea* и примитивного полукустарничка *Artemisia frigida.* Они занимают в сообществе доминирующие позиции.

В опустыненных степях при средней пастбищной нагрузке *Allium bidentatum* по всем показателям сохраняет свои доминирующие позиции. Однако значительно увеличилось участие *Caragana leucophloea,* ее жизненное состояние улучшается, о чем свидетельствует снижение количества сухих побегов. При слабой и средней пастбищной нагрузке *Caragana leucophloea* в сообществе становится содоминантом.

В пустынных степях в процессе пастбищной дигрессии происходит снижение видового разнообразия, отмечено ухудшение жизненного состояния у *Stipa gobica* (генеративности особей, числа генеративных и вегетативных побегов), уменьшение морфометрических параметров, а также проективного покрытия и продуктивности. Типичный представитель пустынных степей *Allium mongolicum* в годы засух и увеличении пастбищной нагрузки существенно снижает морфометрические и фитоценотические показатели. Устойчивость к слабому и среднему выпасу проявил в этих условиях *Cleistogenes songorica.* В составе травостоя преобладают старые и сенильные особи. Однако при сильной и очень сильной степени антропогенной нарушенности пастбищ этот вид имеет угнетенное состояние. Корневищные осоки *Carex duriuscula, C. stenophylloides* на пастбищах имеют хорошее жизненное состояние, так как они являются дигрессивно-активными видами. У степных корневищных кустарников рода *Caragana* выявлена положительная реакция на выпас. Их численность, проективное покрытие и участие в структуре надземной массы в условиях выпаса возрастают, их статус повышается до уровня основного доминанта. В сообществах с высокой опесчаненностью поверхности почв этот процесс выражен наиболее ярко.

Таким образом, в результате проведенного исследования были выявлены виды с отрицательной реакцией на длительный и нерегулируемый выпас. К ним относятся коренные ценозообразователи степей (*Festuca sibirica, Stipa baicalensis, S. krylovii, Allium mongolicum, Stipa gobica*). Участие доминантов и содоминантов в составе и структуре сообществ существенно снижается. Ухудшение жизненного состояния выражается в нарушении генеративной способности (соотношении вегетативных и генеративных особей, количестве генеративных побегов у особи), в уменьшении

морфометрических параметров растений (высота побегов, диаметр дерновин злаков и крон кустарников).

Устойчивость к выпасу и связанная с этим типом воздействия их активная роль в сукцессиях на пастбищах выявлена у корневищных осок *Carex duriuscula, C. stenophylloides,* злаков *Cleistogenes songorica, Leymus chinensis*, из разнотравья — у *Potentilla acaulis, Sibbaldianthe adpressa* и др.

Положительная реакция на выпас отмечена у кустарников рода *Caragana* (*Caragana korshynskii, C. microphylla, C. pygmaea, C. leucophloea*) и полукустарничка *Artemisia frigida*. Они увеличивают свое обилие, более всего увеличиваются их проективное покрытие, численность, а также число побегов парциллярных особей кустарников. Однако у всех изученных видов отмечено уменьшение на пастбищах средней высоты растений, диаметра дерновин злаков, линейных размеров вегетативных и генеративных побегов, так как они постоянно скусываются домашними животными.

Изучение морфометрических параметров ценозообразователей основных типов степей Центральной Монголии проводилось в сообществах при заповедании и выпасе. Исследования показали, что наиболее значимым и постоянно действующим фактором на жизненное состояние и морфометрические показатели доминантов и содоминантов является фактор использования территории для выпаса и степень пастбищной нагрузки.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Программы ОПН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-05-90107, 07-04-90105).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроников В. Л., Шершукова Г. А. Почвенный покров и почвы // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л., 1984. Ч. 1. С. 22—52.

Бажа С. Н., Гунин П. Д., Казанцева Т. И. и др. Роль «микрозаповедников» в восстановлении и сохранении степных экосистем Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Матер. Шестой Междунар. науч.-практ. конф. 25—28 октября 2007 г. Барнаул. С. 108—111.

Бажа С. Н., Баясгалан Д., Гунин П. Д. и др. Особенности пастбищной дигрессии степных экосистем Центральной Монголии // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 657—681.

Борисова И. В., Попова Т. А., Санжид Ж. Сезонная и разногодичная динамика строения травостоя в пустынных степях Северной Гоби // Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., 1974. С. 47—53.

Борисова И. В., Попова Т. А. Степень генеративности доминирующих видов степных и пустынных сообществ ценопопуляций МНР // География и динамика животного и растительного мира МНР. М., 1978. С. 40—46.

Борисова И. В., Попова Т. А., Буевич З. Г. Фенология степных сообществ Монголии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 177—190.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

Геоморфология Монгольской Народной Республики. М., 1982. 259 с.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И. Учет динамики надземной массы в пустынно-степных сообществах МНР // Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., 1974. С. 81—88.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Особенности формирования фитомассы основных сообществ сухостепной полосы МНР // Растительный и животный мир Монголии Л., 1977. С. 103—124.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Продуктивность // Пустынные степи и Северные пустыни Монгольской Народной Республики. Л., 1981. Ч. 2. С. 166—172.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 272 с.

Горшкова А. А., Гринева Н. Ф. Изменение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 153—179.

Горшкова А. А. (ред.). Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, 1979. 126 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения) / Под ред. Р. В. Камелина. М., 1996. 136 с.

Гунин П. Д., Золотокрылин А. Н. Общие черты климата // Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1986. С. 27—33.

Гунин П. Д., Востокова Е. А., Матюшкин Е. Н. Охрана экосистем Внутренней Азии // Тр. Рос.-Монг. компл. биол. экспедиции РАН и АНМ. М., 1998. Т. 40. 220 с.

Гунин П. Д., Микляева И. М., Бажа С. Н. и др. Особенности деградации и опустынивания растительных сообществ лесостепных и степных экосистем южного Забайкалья // Ж. Аридные экосистемы. 2003. Т. 9. № 19—20. С. 7—21.

Динесман Л. Г., Болд Г. История выпаса скота и развития пастбищной дигрессии в степях Монголии // Историческая экология диких и домашних копытных: История пастбищных экосистем. М., 1992. С. 172—216.

Казанцева Т. И., Якунин Г. Н., Амаржаргал Г. Пастбищные экосистемы пустынной зоны МНР и оценка их состояния // Экология и природопользование в Монголии. Пущино, 1992. С. 122—133.

Казанцева Т. И. Естественная и антропогенная динамика растительных сообществ пустынных степей Северной Гоби (Монголия) // Матер. III (XI) съезда Рус. бот. о-ва. Новосибирск; Барнаул, 2003. С. 373—375.

Казанцева Т. И. Динамика и продуктивность растительных сообществ сомона Булган // Ж. Аридные экосистемы. 2004. С. 135—149.

Казанцева Т. И., Бажа С. Н., Гунин П. Д. и др. Аридизация климата и опустынивание пастбищных экосистем в южной части бассейна Селенги // Глобальные и региональные особенности трансформации экосистем Байкальского региона. Улан-Батор, 2008. С. 68—74.

Калинина А. В. Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики //АНСССР. Тр. Монгольской комиссии.1954. Вып. 60. 128 с.

Калинина А. В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики (их структура и продуктивность). Л., 1974. 187 с.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии // Тр. Сов.-Монг. компл. биол. экспедиции АН СССР и АН МНР. Л., 1991. Т. 35. 145 с.

Методические рекомендации по экологической оценке состояния природной среды и биологических ресурсов в МНР. М.; Улан-Батор, 1989. 60 с.

Микляева И. М., Гунин П. Д., Бажа С. Н. Новые данные о вековой динамике пастбищных экосистем Монголии // Матер. МЦРГО «Биогеография». М., 2002. Вып. 10. С. 41—53.

Микляева И. М., Гунин П. Д., Слемнев Н. Н. и др. Нарушенность растительности степных экосистем // Ж. Аридные экосистемы. 2004. Т. 10. № 24—25. С. 35—46.

Рубцова Л. П. Зона пустынных степей // Почвенный покров основных природных зон Монголии. М., 1978. 275 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967. 328 с.

Савченко И. В. Изменение ковыльных пастбищ Забайкалья под влиянием выпаса // Бот. журн. 1992. Т. 57. № 9. С. 1133—1137.

Танфильев В. Г. Сведения об изменении растительности Ставрополья за последние столетия // Матер. по изучению Ставропольского края. Ставрополь, 1976. Вып. 14. С. 39—45.

Чогний О. Основные закономерности пастбищной дигрессии и восстановления горностепных пастбищ Восточного Хангая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Батор, 1975. 37 с.

Цаценкин И. А., Юнатов А. А. Естественные кормовые ресурсы Монгольской Народной Республики: Восточная часть Гоби // Тр. Монг. комиссии АН СССР. М., 1951. Т. 40. 350 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. комиссии. М.; Л., 1950. Вып. 39. 223 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии. М., 1954, вып. 56.

Mongolia Environment Monitor. The World Bank Office. Ulaanbaatar, 2003. 37 p.

State of Environment Mongolia. UNEP. 2002. 79 p.

SUMMARY

The article shows the results of a geobotanical field research made in 6 polygons located along the Mongolian railway Sukhe-Baatar — Ulaanbaatar — Dzamyn-Ud. Simultaneous determination of dominants' morphometric characteristics in plant communities of the main types of steppes with different exploitation regimes (protected, pastoral) has revealed species with different reaction to grazing. Dense-tussock grasses (*Festuca sibirica, Stipa baicalensis, S. gobica, S. krylovii*) have shown negative reaction. Under overgrazing their abundance reduces, vital state gets worse, generativeity of individuals can be reduced down to zero, nanism of individuals is observed. Grazing influences positively on development of *Caragana* species. The number of both individuals and sprouts per bush increases, and amount of dry branches reduces. *Carex duriuscula, C. stenoplylloides*, and *Cleistogenes songorica* have shown grazing resistance, having non-changing morphometric characteristics in pasturelands.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (571.5)

© И. Е. Дубовик, И. П. Климина

ЭПИФИТНЫЕ ВОДОРОСЛИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРОДАХ ПРЕДУРАЛЬЯ

I. E. DUBOVIK, I. P. KLIMINA. EPIPHYTIC ALGAE OF WOODY PLANTS IN THE CISURALIAN TOWNS

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: Dubovikie@mail.ru
Поступила 13.03.2008
Окончательный вариант получен 24.09.2008

Выявлен таксономический состав и экологическая характеристика эпифитных водорослей, обитающих на коре древесных растениях городов Уфы, Октябрьского, Ишимбая, Аши (идентифицировано 123 вида и внутривидовых таксона). Наиболее часто встречаются представители отдела *Chlorophyta*. В рекреационных зонах городов выявлено больше водорослей, чем в промышленных.
Ключевые слова: эпифитные водоросли, кора деревьев, Предуралье.

Сведения о составе эпифитных водорослей урбанизированных территорий фрагментарны. В связи с этим целью исследований явилось изучение таксономического и экологического состава эпифитных водорослей, обитающих на коре деревьев городских территорий Предуралья.

Материал и методика

Сбор материала проводился со стволов деревьев в 2000—2007 гг. на территории городов Уфы, Октябрьского, Ишимбая, Аши. Перечень видов деревьев, с которых был отобран материал: клен платанолистный (*Acer platanoides* L.), клен американский (*Acer negundo* L.), береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh.), тополь черный (*Populus nigra* L.), тополь дрожащий (*Populus tremula* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), яблоня лесная (*Malus sylvestris* Mill.), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.).

Все пробы отбирали на высоте 150—155 см от поверхности почвы, а также на нижних частях ствола (10—15 см). В весенний период разрастания водоросли занимали бóльшую площадь, особенно ближе к почве, что отмечалось и ранее (Воронкова, 1998).

Перед сбором материала осматривали поверхность субстрата, чтобы отметить наличие или отсутствие разрастаний водорослей, заметных невооруженным глазом. Если обнаруживались поверхностные разрастания водорослей в виде общего позеленения субстрата, зеленых, сине-зеленых или коричневых налетов, пленок, пятен,

то давали количественную оценку их развития, указывали степень их покрытия. Затем в наиболее типичном участке собирали поверхностный слой субстрата. Размеры образца были различными в зависимости от степени однородности и компактности водорослевого налета. Чем более диффузно распределены водоросли на поверхности и чем однороднее их состав, тем меньше может быть размер образца. Пробы отбирали и анализировали по общепринятой альгологической методике (Водоросли, 1989). При идентификации водорослей использовали метод чистых и накопительных культур. Также проводили прямое микроскопирование разрастаний. Чистые культуры водорослей выделяли на агаризованной среде (1.5 %) в чашках Петри, накопительные — получали в колбах Эрленмейера с жидкой средой Громова № 6 (Штина, Голлербах, 1976).

Для определения видов водорослей использовали серию отечественных определителей и таксономических сводок (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Андреева, 1998). Система водорослей дана по справочнику (Водоросли, 1989), классификация отдела *Cyanophyta* — по сводкам К. Анагностидиса, И. Комарека (Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989; Anagnostidis, Komárek, 1988). Учитывали спектр экобиоморф (Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981; Алексахина, Штина, 1984) и состав морфотипов (Пивоварова, Факторович, 2001).

Поскольку условия обитания эпифитных водорослей характеризуются дефицитом влаги, которую они получают в большинстве случаев лишь при кратковременном увлажнении в результате дождя, тумана, росы и т. д., была предпринята попытка выделить 3 группы водорослей: олигоатмофиты, мезоатмофиты, полиатмофиты (Егорова, 2006). Олигоатмофиты — водоросли, которые нуждаются в постоянном минимальном содержании воды в воздухе и периодическом увлажнении осадками, мезоатмофиты более требовательны к содержанию воды в воздухе, полиатмофиты нуждаются в высокой влажности и затенении.

Для флористического анализа строили спектры ведущих по числу видов семейств и родов водорослей.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования позволили выявить 123 вида и внутривидовых таксона водорослей, обитающих на коре деревьев, распределение которых по таксономическим группам приведено в табл. 1. Ведущая роль принадлежит 3 отделам: *Chlorophyta* (47 % от общего числа видов), *Cyanophyta* (25.2 %) и *Xanthophyta* (15.4 %), меньше обнаружено видов из отдела *Bacillariophyta* (11.4 %). Самое низкое положение у отдела *Euglenophyta* (1 %). Преобладание зеленых водорослей на коре живых деревьев отмечалось и ранее в литературе (Водоросли, 1989; Кузяхметов, 1995, 2007; Воронкова, 1998; Дубовик, 2002; Егорова, 2006).

Лидирующее положение по видовому разнообразию занимают семейства *Chlorococcaceae* и *Microcystaceae* (10 и 9 видовых и внутривидовых таксонов соответственно). В число ведущих, кроме указанных, попадают 4 семейства: *Nostocaceae*, *Chlorellaceae*, *Naviculaceae*, *Pleurochloridaceae* (7 видовых и внутривидовых таксонов) (табл. 2).

Наибольшей встречаемостью в пробах характеризовались типичные эпифитные представители *Desmococcus vulgaris* (Näg.) Brand emend. Geitl. и *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born. В спектре экобиоморф явно преобладали представители *Ch*-формы (табл. 1), виды-убиквисты, устойчивые к перенесению неблагоприятных условий.

ТАБЛИЦА 1

Эколого-таксономическая структура эпифитных водорослей

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид / разновидность, форма
Cyanophyta	1	3	8	17	31 (25 %)
Chlorophyta	1	5	14	35	58 (47 %)
Bacillariophyta	1	2	6	8	14 (11 %)
Xanthophyta	2	3	9	13	19 (15 %)
Euglenophyta	1	1	1	1	1 (1 %)
Всего	6	14	38	75	123
Спектр эктробиоморф	$Ch_{44}\, X_{14}\, C_{13}\, B_{13}\, H_{12}\, P_{11}\, Cf_7\, amph_4\, hydr_3\, Pf_1\, M_1$				

Часто встречались *Synechococcus elongatus* Näg., *Rhabdogloea smithii* (R. et F. Chod.) Kom. (*Cyanophyta*); *Trebouxia arboricola* Puym., *Mychonastes homoshaera* (Skuja) Kalina et Punč., *Chorella vulgaris* Beijer. f. *vulgaris*, *Tetracystis aggregata* Brown et Bold (*Chlorophyta*); *Pleurochloris magna* Boye-Pet. (*Xanthophyta*).

Распределение водорослей по форофитам показано в табл. 3. При прямом учете водорослей выявлено большее число видовых и внутривидовых таксонов, чем при культивировании (105 и 46 соответственно). При этом обнаружено, что некоторые типичные эпифиты, дающие хорошо заметные макроскопические разрастания на коре деревьев (виды рода *Trentepohlia*), плохо развивались на агаризованной среде. А некоторые виды, напротив, давали видимые колонии при культивировании, а при прямом учете не обнаруживались (табл. 3). Поэтому для наиболее полного изучения состава эпифитной альгофлоры необходимо сочетать эти оба метода.

Распределение эпифитных водорослей по видам форофита показало, что наибольшее число видов было обнаружено на *Betula verrucosa* — 64 видовых и внутривидовых таксона (52 % от общего числа обнаруженных эпифитов), *Tilia cordata* — 57 (46.3 %), *Populus nigra* — 55 (44.7 %) соответственно.

ТАБЛИЦА 2

Спектр ведущих (по числу видов) семейств и родов эпифитных водорослей

Семейство	Доля от общего числа видов, % (a) и ранги семейств (b)		Род	Доля от общего числа видов, % (a) и ранги родов (b)	
	a	b		a	b
Chlorococcaceae	8.1	1	*Leptolyngbya*	4.1	1—5
Microcystaceae	7.3	2	*Phormidium*	4.1	1—5
Nostocaceae	5.7	3—6	*Nostoc*	4.1	1—5
Chlorellaceae	5.7	3—6	*Trentepohlia*	4.1	1—5
Naviculaceae	5.7	3—6	*Navicula*	4.1	1—5
Pleurochloridaceae	5.7	3—6	*Chlamydomonas*	3.2	6
Phormidiaceae	4.9	7—8			
Ulotrichaceae	4.9	7—8			
Pseudanabaenaceae	4.1	9—11			
Chlorosarcinaceae	4.1	9—10			
Trentepohliaceae	4.1	9—11			

ТАБЛИЦА 3

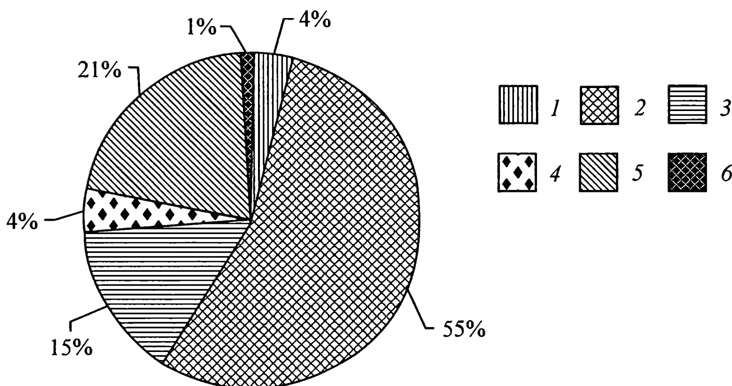
Видовой состав эпифитных водорослей Предуралья

Таксон	Прямое микроскопирование	Анализ посева на агаризованную среду	Вид форофита
Отдел *CYANOPHYTA*			
Aphanocapsa holsatica f. *minor* Lemm.		+	3, 4
A. incerta (Lemm.) Cronb. et Kom.	+		4, 9
Calothrix brevissima G. S. West	+		6
Chroococcus turgidus (Kütz.) Näg.	+		1
Gloeocapsa atrata Kütz.	+		3
Leptolyngbya angustissima (W. et G. S. West) Anagn. et Kom.	+	+	1, 3, 4, 6, 9
Leptolyngbya boryana (Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	3, 4, 6, 11
L. foveolarum (Mont. ex Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	3, 4, 6, 9, 10, 11
Leptolyngbya gracillimum (Zopf) Anagn. et Kom.	+		4, 11
L. valderiana (Gom.) Anang. et Kom.		+	4
Microcoleus vaginatus (Vauch.) Gom.	+		4, 11
M. irregularis (Lagerh.) Geitl.	+		3
M. aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	+		11
Nodularia harveyana (Thw.) Thur.	+		4
Nostoc calcicola Bréb.	+	+	3, 4, 10, 11
N. humifusum Carm.		+	3, 11
N. minutissimum (Kütz.) Kossink.		+	3
N. passerianum Born. et Thur.		+	3, 6
N. punctiforme (Kütz.) Hariot	+		3, 6, 9
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	+	+	1, 2, 3, 4, 9, 11
P. bohneri Schmidle		+	3
P. breve (Kütz.) Anagn. et Kom.	+	+	3, 4, 6, 11
P. formosum (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom.	+		9
P. jadinianum Gom.	+		4
Porphyrosiphon martensianus (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Kom.	+		10
Rhabdogloea smithii (R. et F. Chod.) Kom.	+		3, 4, 11
Scytonema ocellatum Lyngb.		+	10
Synechococcus elongatus Näg.	+	+	3, 4, 6, 7, 9, 11
Synechocystis aquatilis Sauv.	+	+	9
S. parvula Perf.		+	3, 6, 9, 10, 11
Trichormus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.)	+	+	3, 4, 6, 9, 11
Отдел *CHLOROPHYTA*			
Borodinella polytetras Mill.	+		2, 4, 9, 10, 13, 14
Borodinellopsis oleifera Schwarz		+	11
Bracteacoccus aggregatus Tereg	+	+	3, 11
B. minor (Chod.) Petrová	+		1, 3, 4, 11
Characium acuminatum A. Br.	+		3, 4, 9
Chlamydomonas gloeogama Korsch. f. *gloeogama*	+		3, 4, 6
C. intermedia Chod.	+		1
C. minutissima Korsch.	+	+	3, 4, 6, 9, 11
C. sp.	+		2, 6

Таксон	Прямое микро-скопирование	Анализ посева на агаризованную среду	Вид форофита
Chlorella ellipsoidea Gern.		+	3, 4
C. sp.	+		7, 8
Chlorococcum infusionum (Schrank) Menegh.		+	10
C. isabeliense Archib. et Bold		+	3, 10
C. sp.	+		3, 5, 9
Chlorosarcina longispinosa Chant. et Bold.	+		3, 4, 9, 11
C. sp.	+		4, 6, 9, 13
C. stigmatica Deason	+		9
Chlorosarcinopsis minor Herndon	+	+	1, 2, 3, 4, 8, 9, 11
Chorella vulgaris Beijer. f. *vulgaris*	+	+	1, 2, 4, 6, 9, 10, 11
Choricystis chodatii (Jaag) Fott	+		3, 9
Coccomyxa confluens (Kütz.) Fott	+		3, 6, 9, 11
Coccomyxa sp.	+		5
Coccomyxa subglobosa f. *scabra* Watanabe	+		3, 4, 6, 9, 11
Desmococcus vulgaris (Näg.) Brand emend. Geitl.*	+	+	2, 3, 4, 6, 9, 10, 11
Dictyochloris fragrans Visch. ex Starr	+		11
Dictyococcus varians Gern. emend. Starr	+	+	4
Dispora crucigenioides Printz	+		6, 7, 8, 13, 14
Fernandinella alpina Chod.	+		1, 3, 4, 11
Klebsormidium flaccidum var. *nitens* Menegh. emend. Klebs.	+	+	3, 4, 6, 9, 10, 11
Leptosira thrombii Borzi	+	+	4
Muriella terrestris Boye-Pet.	+		3
Mychonastes homosphaerra (Skuja) Kalina et Punč.	+	+	1, 3, 4, 6, 10, 11
Neospongiococcum sp.	+		4
Palmella miniata Leibl.	+		1, 3, 4, 6
Pleurastrum terrestre Fritsch et John	+		1
Pseudococcomyxa ellipsoidea Hind.	+	+	4, 6
P. simplex (Mainx) Fott		+	6
Radiosphaera minuta Herndon	+		4, 6
R. sphaerica (Korsch.) Fott	+		2, 3, 6, 9, 10, 11
Scenedesmus obliquus (Turp.) Kütz.	+		1, 3, 4, 9
S. quadricauda (Turp.) Bréb.		+	3
Scotiellopsis levicostata (Hollerb.) Punč. et Kalina	+		3, 11
S. rubescens Vinatzer		+	3, 10
Spongiococcum tetrasporum Deason emend. Deason	+		3, 6, 11
Stichococcus bacillaris Näg.	+		8
St. minor Näg.*	+	+	1, 2, 3, 4, 5, 7, 11
Stichococcus variabilis W. et G. S. West	+	+	3, 4, 9, 11
Tetracystis aggregata Brown et Bold	+	+	1, 3, 4, 6, 8, 9, 11
Tetraëdron trangulare Korsch.	+		3
Trebouxia arboricola Puym.	+		2, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12
Trebouxia corticola (Archib.) Gärtner	+		11
Trentepohlia annulata Brand	+	+	3, 4, 9, 10, 11

Таксон	Прямое микро-скопирование	Анализ посева на агаризованную среду	Вид форофита
T. gobii C. Meyer	+		2, 11
T. odorata (Wigg.) Wittr.	+		1, 3, 4, 9, 11
T. rididula (Mill.) Hariot	+		1, 2, 3, 4, 9, 10, 11
Trentepohlia umbrina (Kütz.) Born.*	+	+	1, 2, 3, 4, 6, 9, 10, 11
Ulothrix variabilis Kütz.	+	+	1, 2, 3, 4, 9, 10, 11
U. zonata (Web. et Mohr) Kütz.	+		8
Отдел *BACILIARIOPHYTA*			
Achnanthes minutissima Kütz.	+		6
Epithemia ocellata Kütz.	+		12
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	+	+	4
Navicula binodis Ehr.	+		4
N. mutica Kütz. var *mutica*	+		2, 4, 12
N. mutica var *cohnii* (Hilse) Grun.	+		11
N. mutiica var. *ventricosa* (Kütz.) Cleve	+		4, 9, 11
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	+		4
Nitzschia palea (Kütz.) W. Sm.	+		11
N. recta Hantzsch	+		5
Pinnularia borealis Ehr.	+		2
P. gibba Ehr.	+		11
Surirella turgida W. Sm.	+		4
Synedra ulna (Nitzsch) Ehr.	+		11
Отдел *XANTHOPHYTA*			
Botrydiopsis arhiza Borzi	+		3, 6, 12
B. eriensis Snow	+		3, 6, 9, 11
B. minima Pasch.	+		3, 4, 6, 11
Bumilleria sicula Borzi	+		6
B. brevis (Gern.) Printz	+		9
B. terricola Matv.	+		6, 11
Characiopsis minima Pasch.	+		9
Chloropedia plana Pasch.	+		3, 6, 9, 11
Gloeobotrys bichlorus Ettl		+	3, 11
Heterococcus chodatii Visch.	+		4, 11
Heterothrix bristoliana Pasch.	+		6
H. exilis (Klebs) Pasch.	+		11
H. stichococcoides Pasch.		+	3
Monallantus brevicylindrus Pasch.		+	4
Pleurochloris commutata Pasch.	+		3
P. imitans Pasch.	+		5
P. magna Boye-Pet.	+	+	3, 4, 6
Polyedriella helvetica Visch. et Pasch.	+		3
Tribonema minus Hazen	+		9
Отдел *EUGLENOPHYTA*			
Euglena viridis Ehr.	+		6
Всего	105	46	

Примечание. Цифры соответствуют нумерации деревьев, приведенной в статье. * — вид, образующий макроскопические разрастания.



Соотношение морфотипов водорослей Предуралья.

Морфотипы: *1* — одноклеточный подвижный, *2* — одноклеточный неподвижный, *3* — колониально-одноклеточный, *4* — колониально-нитчатый, *5* — нитчатый, *6* — нитчатый жгутообразный.

Анализ эпифитной альгофлоры по морфотипам показал преобладание одноклеточных неподвижных и нитчатых форм, в том числе ветвящихся и неветвящихся водорослей (см. рисунок).

Разделение выявленных водорослей по отношению к влажности можно описать в виде следующей формулы $О_{59}М_{32}П_{32}$ из которой следует, что преобладают представители, нуждающиеся в минимальном содержании воды в воздухе.

Максимальное развитие эпифитных водорослей наблюдалось весной. Так, в некоторых парках г. Уфы в последней декаде марта процент деревьев с водорослевыми разрастаниями достигал 63 %. При этом доминировали 2 вида водорослей: *Trebouxia arboricola* и *Desmococcus vulgaris*.

Максимальное видовое разнообразие водорослей и размер разрастаний обнаруживались в рекреационных зонах городов (парках и скверах), минимальное — в промышленных. В рекреационных зонах городов обращает на себя внимание более частая встречаемость диатомовых и цианобактерий.

Особенно чувствительными к загрязнению оказались диатомовые водоросли. Так, в промышленной зоне г. Октябрьского на стволах деревьев обнаружен только *Navicula mutica* var. *ventricosa* (Kütz.) Cleve. В рекреационной зоне, кроме этой разновидности, обнаружены: *Navicula mutica* var. *cohnii* (Hilse) Grun., *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Pinnularia borealis* Ehr., *Nitzschia recta* Hantzsch.

Заключение

Проведенные альгологические исследования показали, что на коре стволов деревьев урбанизированных территорий преобладают представители отдела *Chlorophyta*. Наибольшей встречаемостью в пробах характеризовались типичные эпифитные представители *Desmococcus vulgaris* и виды рода *Trentepohlia*. Спектр экобиоморф характеризовался преобладанием представителей *Ch*-формы. В рекреационных зонах городов выявляется большее видовое разнообразие. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга состояния городских экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 149 с.

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 351 с.

Водоросли. Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Воонкова Е. А. Эпифитные водоросли на *Betula pendula* (*Betulaceae*) и *Tilia cordata* (*Tiliaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 40—42.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Сине-зеленые водоросли. М., 1953. Вып. 2. 653 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Желто-зеленые водоросли. М., 1962. Вып. 5. 272 с.

Дубовик И. Е. Перемещение водорослей аэрофитона и их поселение на различных субстратах // Альгология. 2002. Т. 67. № 1. С. 125—132.

Егорова И. Н. Эпифитная альгофлора Прибайкалья: видовое разнообразие и экологические особенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2006. 19 с.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шушекова В. С. Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 619 с.

Кузяхметов Г. Г. Эпифитные водоросли в консорциях древесных растений // Экология и охрана окруж. среды: Тез. докл. 2-й Междунар. науч.-практ. конф. (Пермь, 12—15 сент. 1995). Пермь, 1995. Ч. 3. С. 19—20.

Кузяхметов Г. Г. Ярусное распределение водорослей в лесных сообществах лесостепи Предуралья // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 4. С. 469—477.

Пивоварова Ж. Ф., Факторович Л. В. Почвенные водоросли пойменных субстратов континентальной дельты реки Шивилинг-Хем Убсунурской котловины Тувы // Сиб. экол. журн. 2001. № 4. С. 435—443.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М, 1976. 144 с.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1988. Suppl. 80. N 1—4. P. 327—472.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1986. Suppl. 73. N 2. P. 157—226.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. — *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. 1989. Suppl. 82. N 3. P. 327—472.

SUMMARY

Taxonomic composition and ecological characteristics of epiphytic algae occurring on tree bark in the towns Ufa, Oktyabrskiy, Ishimbay, Asha were studied. 123 species and subspecies were identified. The representatives of green algae (division *Chlorophyta*) are shown to occur most frequently. The greater number of species is revealed in recreational zones of the towns than in industrial ones.

© В. Г. Харитонов

ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМЕЙСТВА *NAVICULACEAE* В ВОДОЕМАХ БЕРИНГИИ

V. G. KHARITONOV. REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *NAVICULACEAE* IN RESERVOIRS OF BERINGIA

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, ул. Портовая, 18
Факс (4132) 63-44-63
E-mail: kharitonov@ibpn.ru
Поступила 18.02.2008
Окончательный вариант получен 20.05.2008

Приведен аннотированный список видовых и внутривидовых таксонов родов *Adlafia, Amphipleura, Amphora,* Aneumastus, Anomoeoneis, Biremis, *Brachysira,* Brebissonia, Caloneis part. (Bacillariophyceae), выявленных в водоемах Берингии.

Ключевые слова: *Adlafia, Amphipleura, Amphora, Aneumastus, Anomoeoneis, Biremis, Brachysira, Brebissonia, Caloneis*, видовой состав, Берингия.

Данная работа является продолжением серии работ (Харитонов, 2001, 2005а, б, в), обобщающих результаты (1971—2007 гг.) изучения флоры северо-восточной Азии и проведение таксономической ревизии диатомовых Берингии.[1]

При ревизии были использованы работы по систематике и таксономии этой группы водорослей за последние 20 лет (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b, 1999, 2000, 2004; Round et al., 1990; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot et al., 1996; Krammer, 1997a, b, 2000, 2002, 2003; Reichardt, 1999; Witkowski et al., 2000; Lange-Bertalot, 2001; Naguma, 2003; Vijver et al., 2004 и др.).

При эколого-географическом анализе, кроме указанных публикаций, учитывались сведения, приведенные и в других работах (Давыдова, 1985; Левадная, 1986; Hartley, 1986; Кухаренко, 1989; Van Dam Herman et al., 1994; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Rumrich et al., 2000; Дорофеюк, Цэцэгмаа, 2002; Медведева, Сиротский, 2002; Aboal et al., 2003; Васильева-Кралина и др., 2005; Metzeltin et al., 2005; Levkov et al., 2007, и др.).

Нижеприведенный аннотированный список, включающий 61 вид (74 таксона видового и подвидового ранга), в результате ревизии сократился более чем на 45 названий по сравнению с первоначальным рабочим списком.

Adlafia aquaeductae (Krasske) Moser, L.-Bert. et Metz.; Moser et al., 1998; Lange-Bertalot, 2001. — *Navicula pseudopupula* var. *aquaeductae* Krasske; *N. pupula* var. *aquaeductae* (Krasske) Hust.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *N. bryophila* var. *lapponica* Hust.; Foged, 1981; *N. bryophila* var. *aquaeductae* L.-Bert.; Lange-Bertalot, Krammer, 1987. Аэрофильный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-дистрофные воды (стоячие или слабо текущие), характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается преимущественно в обрастаниях на камнях и водных мхах. В азиатском секторе Берингии отмечается очень редко.

Oh(hb),[2] β-ms, cn-azf, k; водоемы Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень) и Аляски.

---

[1] О границах Берингии см.: Харитонов, 2001.

[2] Принятые обозначения: oh — олигогалоб, hb — галофоб, hl — галофил, in — индифферент, mh — мезогалоб; ph — полигалоб, alf — алкалифил, cn — циркумнейтральный, azf — ацидофил, os — олигосапробионт, ks — ксеносапробионт, β-ms — бэтамезосапробионт, α-ms — альфамезосапробионт, a — арктический, a-b — арктобореальный, c-p — циркумполярный, k — космополит.

A. bryophila (Peters.) Moser, L.-Bert. et Metz.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001. — *Navicula bryophila* Peters.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Аэрофильный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-дистрофные воды (стоячие и слабо текущие), характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне и обрастаниях на камнях и водных мхах, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(hb), β-ms, cn-azf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, Амгуэма, водоемах северного Охотоморья (реки: Армань, Ола, Тауй, Пенжина), п-ова Камчатка, Чаунской низменности, о-ва Врангеля, Чукотского п-ова (озера: Иони, Коолень) и Аляски.

A. minuscula (Grun.) L.-Bert. var. *minuscula*; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Werum, Lange-Bertalot, 2004. — *Navicula minuscula* Grun.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *N. importuna* Hust.; Забелина и др., 1951. Населяет водоемы разного типа и трофности (озера, реки, ручьи, родники). В большинстве случаев предпочитает стоячие и слабо текущие олиготрофно-дистрофные воды, со средней или пониженной электропроводностью, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), os, cn, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Пенжина, Анадырь, Канчалан, Великая, Чаун-Паляваам, Амгуэма, водоемах северного Охотоморья (реки Армань, Ола, Тауй), п-ова Камчатка и Британской Колумбии.

A. minuscula var. *muralis* (Grun.) L.-Bert.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001. — *Navicula muralis* Grun.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966; *N. minuscula* var. *muralis* (Grun.) L.-Bert.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает воды со средней или слегка повышенной электропроводностью. Встречается преимущественно в мезотрофно-эвтрофных озерах, отмечается в грунтах и обрастаниях, редко.

Oh(in), β-α-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Анадырь, Канчалан, Великая, Амгуэма, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (озера побережья Колючинской губы, окр. оз. Коолень).

A. parabryophyla (L.-Bert.) Moser, L.-Bert. et Metz.; Moser et al., 1998; Lange-Bertalot, 2001. — *Naviculadicta parabryophyla* L.-Bert.; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996. В азиатском секторе Берингии отмечается очень редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень).

A. suchlandtii (Hust.) Moser, L.-Bert. et Metz.; Moser, Lange-Bertalot, 2001; Werum, Lange-Bertalot, 2004. — *Navicula suchlandtii* Hust. Аэрофильный вид. Встречается в грунтах и обрастаниях (на камнях, мхах). В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; наблюдался в бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, Амгуэма, водоемах Чукотского п-ова (оз. Коолень), северного Охотоморья (р. Ола).

A. pellucida (Kütz.) Kütz.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. — *Frustulia pellucida* Kütz. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH, реже его находят в слабосоленых водах и водах с повышенным содержанием кальция. Встречается в прибрежном планктоне и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), β-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, водоемах Чаунской низменности, северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

Amphora acutiuscula Kütz.; Witkowski et al., 2000. — *Amphora coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kütz.) Hust.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Населяет преимущественно опресненные участки морского прибрежья и солоноватые внутренние воды. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Mh, β-ms, alf, k; наблюдался в Анадырском лимане, водоемах северного Охотоморья (Тауйской губе, Янском лимане, оз. Соленом) и Британской Колумбии.

A. barrowiana (Patr. et Freese) Naguma; Naguma, 2003. — *Amphora ovalis* var. *barrowiana* Patr. et Freese; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. Встречается преимущественно в мезотрофных водоемах морских побережий. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. birnirkiana Patr. et Freese; Patrick, Freese, 1961. Возможно арктобореальный вид. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. bullatoides Hohn et Hellerm.; Patrick, Reimer, 1975; Foged, 1981. Возможно арктобореальный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. coffeaeformis (Ag.) Kütz.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Witkowski et al., 2000. — *Frustulia coffeaeformis* Ag. Эвригалинный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает мезотрофные воды, характеризующиеся повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается редко.

Mh, β-ms, alf, k; распространен в Якутии, Анадырском лимане, водоемах побережья Колючинской губы, в прибрежье Берингова моря и Британской Колумбии.

A. copulata (Kütz.) Schoem. et Archib.; Rumrich et al., 2000; Naguma, 2003; Metzeltin et al., 2005. — *Frustulia copulata* Kütz.; *Amphora ovalis* var. *affinis* (Kütz.) V. H.; Patrick, Reimer, 1975. Эвригалинный вид. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (реки, озера, пруды, эстуарии, лиманы), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), β-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, о-ва Врангеля, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма, Янском лимане), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских о-вов.

A. costulata Skv.; Забелина и др., 1951; Дорофеюк, Цэцэгмаа, 2002. В азиатском секторе Берингии встречается очень редко.

Oh(in), os, cn, a-b; отмечался в Якутии (бассейны рек: Амга, Яна, оз. Ильдеркей).

A. delicatissima Krasske; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до соленых источников. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(hl), os, alf, k; наблюдался в Якутии (бассейн р. Вилюй).

A. delphinea var. *minor* Cl.; Забелина и др., 1951; Foged, 1981. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в водоемах побережья Чаунской губы, северного Охотоморья (пойменные озера р. Тауй) и Аляски.

A. dusenii Brun; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. — *Amphora coffeaeformis* var. *dusenii* (Brun) A. Cl.; Cleve-Euler, 1953; *Amphora triundulata* Ross; Foged, 1981; *A. alaskana* Patr. et Freese; Patrick, Freese, 1961. Аэрофильный вид. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Oh(in), os, cn, k; приводится для водоемов Аляски.

A. fogediana Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Levkov et al., 2007. — *A. parallelistriata* sensu Foged, 1981, sensu Cumming et al., 1995. Населяет водоемы разного типа и трофности. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Иони), п-ова Камчатка, Аляски и Британской Колумбии.

A. holsatica Hust.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды, характеризующиеся слегка повышенными значениями электропроводности и pH, отмечается нечасто.

Oh(hl), os, alf, k; наблюдался в устье р. Великая, Чаунской губе, водоемах Чукотского п-ова (озерах побережья Колючинской губы), северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма, Янский лиман) и Аляски.

A. inariensis Kram.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Levkov et al., 2007. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, протоки, озера, старицы), но предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; распространен в бассейнах рек: Анадырь, Великая, Амгуэма, водоемах о-ва Врангеля, северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Пенжина, Яма) и Британской Колумбии.

A. libyca Ehr.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. — *Amphora ovalis* var. *affinis* (Kütz.) V. H.; Забелина и др., 1951; Foged, 1981; *A. ovalis* var. *libyca* (Ehr.) Cl. Населяет водоемы разного типа и трофности (реки, озера, пруды, эстуарии, лиманы), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды, характеризующиеся повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(hl), β-ms, alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, о-ва Врангеля, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма, Янский лиман), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

A. moelleri Foged; Foged, 1981. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. mongolica Østr.; Забелина и др., 1951. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, характеризующихся средними значениями электропроводности и pH. Отмечается в грунтах и обрастаниях, редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в бассейнах рек: Анадырь и Амгуэма (оз. Экитики).

A. montana Krasske; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. — *Amphora submontana* Hust.; Patrick, Reimer, 1975. Населяет водоемы разного типа и трофности. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; наблюдался в бассейнах рек: Анадырь (отложения оз. Эльгыгытгын, протоки Марковской впадины) и Великая (ручьи и озера).

A. neglecta f. *densestriata* Foged; Foged, 1981. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, alf, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. normanii Rabenh.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Аэрофильный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности (озера, горные ручьи, орошаемые скалы, горячие ключи), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn-alf, k; водоемы п-ова Камчатка (термальные источники).

A. nuwukiana Patr. et Freese; Patrick, Freese, 1961. — *Amphora nuwukiana* var. *arctica* Patr. et Freese. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. oligotraphenta L.-Bert.; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996. — *Amphora veneta* var. *capitata* Haworth.; Cumming et al., 1995. Встречается в холодных олиготрофных водах, характеризующихся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Oh(in), os, cn, k; приводится для водоемов Британской Колумбии.

A. ovalis (Kütz.) Kütz. var. *ovalis*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Falu et al., 2000; Naguma, 2003. — *Frustulia ovalis* Kütz.; *Amphora ovalis* var. *gracilis* (Ehr.) V. H.; Забелина и др., 1951. Эвригалинный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, родники, термальные источники, озера: старицы, эстуарии, лиманы), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает мезотрофно-эвтрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно.

Oh(in), β-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Великая, Амгуэма, водоемах побережья Чаунской губы, о-ва Врангеля, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Пенжина, Яма, Янский лиман), п-ова Камчатка и Аляски.

A. pediculus (Kütz.) Grun.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Naguma, 2003. — *Cymbella pediculus* Kütz.; *Amphora ovalis* var. *pediculus* (Kütz.) V. H.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1975; Foged, 1981; *A. pediculus* f. *minor* Grun.; Васильева-Кралина и др., 2005; *A. perpusilla* (Grun.) Grun.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1975. Эвригалинный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности (озера, реки,

родники, термальные ключи, эстуарии, лиманы), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно.

Oh(in), β-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, о-ва Врангеля, Чукотского п-ова (окр. озер Коолень, Иони), северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски, Алеутских островов и Британской Колумбии.

A. proteus Greg. var. *proteus*; Забелина и др., 1951; Witkowski et al., 2000. Населяет преимущественно опресненные участки морского прибрежья и солоноватые поверхностные воды, иногда встречается в пресных водоемах. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Mh-ph, β-ms, alf, k; наблюдался в Анадырском лимане, Колючинской губе, Беринговом море.

A. proteus var. *baicalensis* Skv.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в Якутии (бассейны рек: Лена, Вилюй, Мунхарыма).

A. salsa Patr. et Freese; Patrick, Freese, 1961; Foged, 1981. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. sibirica Skv. et Meyer; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Naguma, 2003. Достаточно широко распространен в азиатском секторе Берингии как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, a-b; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, водоемах побережья Чаунской губы и северного Охотоморья.

A. subcapitata (Kiss.) Hust.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Cumming et al., 1995. — *Amphora veneta* var. *subcapitata* Kiss.; Забелина и др., 1951. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в водоемах северного Охотоморья (пойменные озера р. Тауй). Встречается в водоемах Британской Колумбии.

A. thumensis (Mayer) A. Cl.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Levkov et al., 2007. — *Amphora coffeaeformis* var. *thumensis* Mayer. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает мезотрофно-эвтрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенным значениями электропроводности и pH, отмечается редко.

Oh(in), os, cn-alf, k; наблюдался в бассейнах р. Анадырь (окр. оз. Красного), водоемах северного Охотоморья (низовья р. Тауй), Аляски и Британской Колумбии.

A. veneta Kütz.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Cumming et al., 1995. Населяет водоемы разного типа и трофности (озера, реки, родники, тер-

мальные источники, эстуарии, лиманы), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает мезотрофно-эвтрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), β-α-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, водоемах Чаунской низменности, Чукотского п-ова, северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма, Янский лиман), п-ова Камчатка и Аляски.

Aneumastus apiculatus (Østr.) L.-Bert.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001. — *Navicula lacustris* var. *apiculata* Ostr.; Забелина и др., 1951; *Cavinula lacustris* var. *apiculata* (Østr.) Bukht. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофные воды, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), β-ms, cn, a-b; распространен в Якутии, бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, водоемах Чаунской низменности, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка и Аляски.

A. minor (Hust.) L.-Bert.; Lange-Bertalot, 1993, 2001. — *Navicula tuscula* f. *minor* Hust.; Забелина и др., 1951; *N. tuscula* f. *obtusa* (Hust.) Hust.; Забелина и др., 1951; *Aneumastus tuscula* f. *minor* (Hust.) Bukht.; *A. tusculus* f. *minor* (Hust.) Andr., Stoerm. et Kreis; *A. tusculus* f. *obtusum* (Hust.) Andr., Stoerm. et Kreis. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды, характеризующиеся слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается нечасто.

Oh(in), β-ms, alf, a-b; наблюдался в бассейнах рек: Колыма, Великая, Амгуэма, водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Иони), северного Охотоморья (р. Яма) и Аляски.

A. rostratus (Hust.) L.-Bert.; Lange-Bertalot, 2001; Levkov et al., 2007. — *Navicula tuscula* var. *rostrata* Hust.; *N. tuscula* f. *rostrata* (Hust.) Hust.; Забелина и др., 1951. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает мезотрофно-эвтрофные воды, характеризующиеся слегка повышенными значениями электропроводности и pH, отмечается редко.

Oh(in), β-ms, alf, a-b; наблюдался в водоемах Чукотского п-ова (озерах побережья Колючинской губы) и северного Охотоморья (протоки и старицы р. Армань).

A. stroesei (Østr.) Mann et Stickle var. *stroesei*; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov et al., 2007. — *Navicula tuscula* var. *stroesei* Østr.; *N. stroesei* (Østr.) A. Cl.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; *N. pseudotuscula* Hust.; Foged, 1981; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, характеризующиеся слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается преимущественно в грунтах. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Oh(in), β-ms, alf, a-b; наблюдался в бассейне р. Великая, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова, северного Охотоморья (р. Тауй) и Аляски.

A. stroesei var. *lanceolatum* (Haw.) Kelly. — *Navicula stroesei* var. *lanceolata* Haw.; Foged, 1981; Hartley, 1986. В азиатском секторе Берингии достоверно не отмечался.

Oh(in), os, cn-alf, a-b; приводится для водоемов Аляски.

A. tusculus (Ehr.) Mann et Stickle f. *tusculus*; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Lange-Bertalot, 2001. — *Navicula tuscula* Ehr.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *N. tuscula* f. *intermedia* Kiss.; Забелина и др., 1951. Широко распространен в пределах Берингии как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, озера, эстуарии), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается преимущественно в грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), β-ms, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, Амгуэма, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Тауй, Пенжина, Яма, Янский лиман), п-ова Камчатка, Аляски, Алеутских о-вов и Британской Колумбии.

A. tusculus f. *angulatus* (Hust.) L.-Bert.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. — *Navicula tuscula* f. *angulata* Hust. В азиатском секторе Берингии встречается очень редко.

Oh(in), os, cn-alf, a-b; наблюдался в водоемах побережья Колючинской губы.

Anomoeoneis sphaerophora (Ehr.) Pfitz. f. *sphaerophora*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Levkov et al., 2007. — *Navicula sphaerophora* Ehr.; *Anomoeoneis sphaerophora* var. *güentheri* O. Müll.; Забелина и др., 1951; *Brachysira sphaerophora* (Kütz.) Round. Эвригалинный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. В большинстве случаев предпочитает мезотрофно-эвтрофные воды речных долин, характеризующиеся слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается нечасто.

Oh(in), β-α-ms, alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Анадырь, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка и Британской Колумбии.

A. sphaerophora f. *costata* (Kütz.) A. S.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Cumming et al., 1995. — *Navicula costata* Kütz.; *Anomoeoneis costata* (Kütz.) Hust.; Patrick, Reimer, 1966. В азиатском секторе Берингии встречается в олиготрофно-мезотрофных водах, характеризующихся повышенными значениями электропроводности и pH, отмечается редко.

Oh(hl), β-ms, alf, k; наблюдался в Якутии, водоемах побережья Чаунской губы и Британской Колумбии.

A. sphaerophora f. *sculpta* (Ehr.) Kram.; Левадная, 1986, Krammer, Lange-Bertalot, 1986. — *Navicula sculpta* Ehr.; *Anomoeoneis sculpta* (Ehr.) Cl.; *A. sphaerophora* var. *sculpta* O. Müll.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966. В азиатском секторе Берингии встречается редко.

Oh(hl), β-ms, alf, k; отмечался в Якутии (бассейн р. Лена).

A. sphaerophora var. *grandis* (Zakrz.) Zabel.; Забелина и др., 1951. — *Anomoeoneis grandis* Zakrz. В азиатском секторе Берингии отмечается очень редко.

Oh(hl), β-ms, alf, a-b; наблюдался в Якутии (бассейн р. Лена).

A. sphaerophora var. *jakutica* (Kiss.) Zabel.; Забелина и др., 1951; Комаренко, Васильева, 1975. — *Anomoeoneis sculpta* var. *jakutica* Kiss. В азиатском секторе Берингии отмечается очень редко.

Oh(hl), β-ms, alf, a-b; наблюдался в Якутии (эстуарий р. Лена).

Biremis ambigua (Cl.) Mann; Cremer, 1998. — *Pinnularia ambigua* Cl.; Диатом. анализ, 1950. Арктический, циркумполярный вид. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Ph, os, alf, a-c-p; наблюдался в море Лаптевых.

B. zachariasii (Reich.) Edlund, Anders. et Soninkh.; Edlund et al., 2001. — *Navicula zachariasii* Reich; *Oestrupia zachariasii* (Reich.) Hust.; Foged, 1981; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; *Caloneis zachariasii* (Reich.) Hust.; Забелина и др., 1951. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; наблюдался в водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (озера и старицы р. Армань) и Аляски.

Brachysira brebissonii Ross; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Falu et al., 2000. — *Anomoeoneis brachysira* (Bréb.) Grun.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *A. serians* var. *brachysira* (Bréb.) Cl.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; *A. zellensis* var. *scandica* A. Cl.; Cleve-Euler, 1953. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, протоки, озера, старицы), но в большинстве случаев предпочитает маломинерализованные, олиготрофно-дистрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто. Может служить индикатором природных подкисленных вод.

Oh(in), os(ks), cn-azf, k; наблюдался в бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, Амгуэма, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (окр. озер Иони, Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских о-вов.

B. follis (Ehr.) Ross; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Falu et al., 2000. — *Navicula follis* Ehr.; *Anomoeoneis follis* (Ehr.) Cl.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *A. serians* var. *apiculata* (Lewis) Boyer; Patrick, Reimer, 1966. Встречается преимущественно в олиготрофно-дистрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(in), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейне р. Колымы (окр. оз. Дж. Лондона).

B. hannae (Reim.) L.-Bert. et Moser; Lange-Bertalot, Moser, 1994. — *Anomoeoneis follis* var. *hannae* Reim.; Patrick, Reimer, 1966. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в маломинерализованных, олиготрофно-дистрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(hb), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейне р. Колымы (окр. оз. Дж. Лондона).

B. manoylovae L.-Bert.; Lange.-Bertalot; Metzeltin, Lange-Bertalot, 2007. — *Navicula serians* var. *thermalis* Grun.; *Anomoeoneis serians* var. *brachysira* f. *thermalis* (Grun.) Hust.; Забелина и др., 1951; Foged, 1981; *A. brachysira* var. *thermalis* (Grun.) A. Cl.; Cleve-Euler, 1953; *Brachysira brebissonii* f. *thermalis* (Grun) Ross; Hartley, 1986. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, водопады, протоки, лужи, озера, старицы), но в большинстве случаев предпочитает маломинерализованные, олиготрофно-дистрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается нечасто.

Oh(in), os(ks), cn-azf, k; наблюдался в бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, северного Охотоморья (бассейны рек: Ола, Тауй, Пенжина) и Аляски.

B. microcephala (Grun.) Comp.; Lange-Bertalot, Moser, 1994, Falu et al., 2000. — *Navicula microcephala* Grun.; *Brachysira neoexilis* L.-Bert.; Metzeltin et al., 2005; Levkov et al., 2007; *Anomoeoneis exilis* (Grun.) Cl.; Забелина и др., 1951; Foged, 1981. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофные воды, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; наблюдался в бассейне р. Колымы, водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (протоки р. Яма) и Аляски.

B. neoacuta L.-Bert.; Lange-Bertalot, Moser, 1994. — *Anomoeoneis serians* var. *acuta* Hust.; Patrick, Reimer, 1966; *Brachysira serians* var. *acuta* (Hust.) Hamilt. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в маломинерализованных, олиготрофно-дистрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(hb), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейне р. Колымы (окр. оз. Дж. Лондона).

B. procera L.-Bert. et Moser; Lange-Bertalot, Moser, 1994. — *Anomoeoneis exilis* f. *lanceolata* (Mayer) Hust.; *A. vitrea* var. *lanceolata* (Mayer) Fabri. Встречается преимущественно в маломинерализованных, олиготрофно-дистрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(hb), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейне р. Колымы (окр. оз. Дж. Лондона) и водоемах Аляски.

B. serians (Bréb.) Round et Mann; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Falu et al., 2000. — *Navicula serians* Bréb.; *Anomoeoneis serians* (Bréb.) Cl.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает маломинерализованные, олиготрофно-дистрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Великая, Амгуэма, водоемах Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейн рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

B. styriaca (Grun.) Ross; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Falu et al., 2000. — *Navicula stуriaca* Grun.; *Anomoeoneis styriaca* (Grun.) Hust.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1986. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофно-дистрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается нечасто.

Oh(in), os, cn-azf, k; распространен в бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Великая, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (окр. оз. Иони), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

B. vitrea (Grun.) Ross; Lange-Bertalot, Moser, 1994; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Werum, Lange-Bertalot, 2004. — *Gomphonema vitreum* Grun.; *Anomoeoneis vitrea* (Grun.) Ross.; Patrick et Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Cumming et al., 1995. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, протоки, озера, старицы), но в большинстве случаев предпочитает олиготрофно-мезотрофные воды речных долин, ха-

рактеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), os, cn-alf, k; распространен в бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Великая, Амгуэма, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Яма, Пенжина), п-ова Камчатка, Аляски, Алеутских о-вов и Британской Колумбии.

B. zellensis (Grun.) Round et Mann; Lange-Bertalot, Genkal, 1999; Falu et al., 2000; Werum, Lange-Bertalot, 2004. — *Navicula zellensis* Grun.; *Anomoeoneis zellensis* (Grun.) Cl.; Забелина и др., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; *A. zellensis* f. *difficilis* (Grun.) Hust.; Foged, 1981; *A. brachysira* var. *zellensis* (Grun.) Cl.; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; *Brachysira zellensis* f. *difficilis* (Grun.) Hamilt.; *B. zellensis* var. *linearis* (Østr.) Poulin. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности. Предпочитает олиготрофно-дистрофные воды, характеризующиеся средними или слегка пониженными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно, но нечасто.

Oh(in), os, cn-azf, k; наблюдался в бассейнах рек: Колыма, Анадырь, Канчалан, Амгуэма, водоемах Чаунской низменности, острова Врангеля, северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

Brebissonia lanceolata (Ag.) Mahoney et Reim.; Witkowski et al., 2000. — *Gomphonema lanceolatum* Ag.; *Brebissonia boeckii* (Ehr.) Grun.; Диатом. анализ, 1950. Широко распространен в опресненных морских водах северного полушария. В азиатском секторе Берингии отмечается редко.

Mg, β-ms, alf, k; наблюдался в море Лаптевых, Анадырском лимане, Чаунской губе, водоемах северного Охотоморья (Тауйская губа, низовья р. Тауй и Янский лиман).

Caloneis alpestris (Grun.) Cl. var. *alpestris*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996; Rumrich et al., 2000. — *Navicula alpestris* Grun. Населяет водоемы разного типа и трофности, но предпочитает олиготрофные воды, характеризующиеся средними значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается нечасто.

Oh(in), os, cn, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Кулу, Колыма, водоемах побережья Чаунской губы, Чукотского п-ова (окр. оз. Коолень), северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Яма) и Аляски.

C. alpestris var. *mayeri* A. Cl.; Cleve-Euler, 1955; Mc Laughlin, Stone, 1986. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(hb), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

C. alpestris var. *sarnensis* Meist. — *Caloneis alpestris* var. *inflata* (Pant.) Meist.; Забелина и др., 1951. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(hb), os(ks), cn, a-b; наблюдался в бассейне р. Амгуэмы (оз. Экитики).

C. amphisbaena (Bory) Cl.; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Witkowski et al., 2000. — *Navicula amphisbaena* Bory. Эвригалинный вид. Населяет водоемы разного типа и трофности, вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает мезотофно-эвтрофные воды, характеризующиеся слегка

повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в грунтах и обрастаниях, отмечается редко.

Oh(hl), β-α-ms, alf, k; распространен в Якутии, Анадырском лимане, Чаунской губе, водоемах Чукотского п-ова (озерах побережья Колючинской губы), северного Охотоморья (низовья рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма, Янский лиман).

C. arctica (Krasske) L.-Bert.; Lange-Bertalot, Genkal, 1999. — *Caloneis silicula* var. *alpina* f. *arctica* Krasske. В азиатском секторе Берингии отмечается очень редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в водоемах Чукотскогой п-ова (озера побережья Колючинской губы).

C. bacillum (Grun.) Cl. var. *bacillum*; Забелина и др., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Witkowski et al., 2000; Metzeltin et al., 2005. — *Stauroneis bacillum* Grun.; *Caloneis fasciata* (Lagerst.) Cl.; Cleve-Euler, 1955; Левадная, 1986; *C. bacillaris* (Greg.) Cl.; Cleve-Euler, 1955; Foged, 1981; *Pinnularia fasciata* (Lagerst.) Hust.; Забелина и др., 1951. Распространен как в горных, так и равнинных ландшафтах. Населяет водоемы разного типа и трофности (ручьи, реки, озера, водохранилища, термоминеральные источники, эстуарии), вплоть до опресненных участков морского прибрежья. Предпочитает мезотрофные воды, характеризующиеся средними или слегка повышенными значениями электропроводности и pH. Встречается в прибрежном планктоне, грунтах и обрастаниях, отмечается повсеместно.

Oh(in), os, cn-alf, k; распространен в Якутии, бассейнах рек: Кулу, Колыма, Анадырь, Великая, Амгуэма, водоемах Чаунской низменности, острова Врангеля, Чукотского п-ова, северного Охотоморья (бассейны рек: Армань, Ола, Тауй, Пенжина, Яма), п-ова Камчатка, Аляски и Алеутских островов.

C. bacillum var. *inconstantissima* (Grun.) Cl.-Eul.; Cleve-Euler, 1955; Mc Laughlin, Stone, 1986. — *Caloneis bacillaris* var. *inconstantissima* Grun. В азиатском секторе Берингии не отмечался.

Oh(in), os, cn, a-b; приводится для водоемов Аляски.

C. bacillum var. *subcuneata* Mayer; Cleve-Euler, 1955; Mc Laughlin, Stone, 1986. Возможно арктобореальный таксон. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается очень редко.

Oh(in), os, cn, a-b; наблюдался в бассейнах рек: Анадырь (окр. оз. Красного), Великая и водоемах Аляски.

C. bacillum var. *subundulata* Mayer; Cleve-Euler, 1955; Hein, 1990. Возможно арктобореальный таксон. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается очень редко.

Og(in), os, cn, a-b; наблюдался в бассейне р. Анадырь и водоемах Алеутских островов.

C. backmanii A. Cl.; Cleve-Euler, 1955; Foged, 1981. — *Caloneis backmanii* var. *stauroneiformis* A. Cl.; Foged, 1981. В азиатском секторе Берингии встречается преимущественно в олиготрофных водах, отмечается редко.

Oh(in), os, cn, k; наблюдался в водоемах побережья Чаунской губы и Аляски.

Большинство приведенных в списке диатомей широко распространены в водоемах Земного шара, 58 % — всесветно, около 40 % — характеризуются как арктобореальные виды. Около 18 % таксонов вышеприведенного списка можно считать обычными для данного региона, они, как правило, отличаются не только высокой степенью встречаемости, но и заметным количественным развитием.

Наиболее заметными представителями этой группы диатомовых являются: *Adlafia bryophila*, *Amphora copulata*, *A. ovalis*, *Aneumastus tusculus*, *Brachysira vitrea*, *Caloneis bacillum* и некоторые другие. Примерно 20 % обнаруженных таксонов распространены достаточно широко, но в количественном отношении немногочисленны. Более 60 % — редки в водоемах Берингии. Некоторые из них никогда не отмечались в азиатском секторе Берингии (*Amphipleura arctica*, *Amphora bullatoides*, *A. oligotraphenta*, *Aneumastus stroesei* var. *lanceolatum*, *Anomoeoneis sphaerophora* f. *costata*, *Caloneis alpestris var. mayeri*, *C. barrowiana*), а некоторые — обнаружены лишь в одной-двух пробах и представлены единичными экземплярами (*Adlafia aquaeductae*, *A. parabryophyla*, *Amphora montana*, *Aneumastus tusculus* f. *angulatus*, *Brachysira hannae* и др.). Из 74 видов и разновидностей, представленных в списке, 35 % встречается в водоемах Якутии, 68 % — в водоемах Аляски, 26 % — в водоемах Камчатского п-ова и 22 % в бассейне Амура. Повсеместно встречаются 16 % всех таксонов, 8 % обнаружено только в Якутии, по 18 % отмечено в водоемах Аляски, Магаданской обл. и Чукотки.

В экологическом отношении данный комплекс микроводорослей можно охарактеризовать следующим образом: в целом это группа пресноводных водорослей (олигогалобов — более 93 %), предпочитающая олиготрофно-мезотрофные воды (олигосапробионтов — около 68 %) с нейтральным (циркумнейтральных и индифферентных таксонов — 62 %) или слегка повышенным pH (алкалифилов — 23 %).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева-Кралина И. И., Ремигайло П. А., Габышев В. А. и др. Водоросли // Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск, 2005. С. 150 — 272.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Диатомовый анализ / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1950. Кн. 3. 398 с.

Дорофеюк Н. И., Цэцэгмаа Д. Конспект флоры водорослей Монголии. М., 2002. 285 с.

Забелина М. М. и др. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. 620 с.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Кухаренко Л. А. Водоросли пресных водоемов Приморского края. Владивосток, 1989. 142 с.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 286 с.

Медведева Л. А., Сиротский С. Е. Аннотированный список водорослей р. Амур и водоемов его придаточной системы // Биогеохим. и геоэколог. исслед. наземных и пресноводных экосистем. Владивосток, 2002. Вып. 12. С. 130—218.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 53—61.

Харитонов В. Г. Предствители семейства *Enotiaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 2. С. 165—182.

Харитонов В. Г. Представители *Centrales* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 3. С. 336—350.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyceae*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005в. Т. 90. № 11. С. 1693—1710.

Aboal M., Alvares-Cobelas M., Cambra J., Ector L. Floristic list of the non marine diatoms (*Bacillariophyceae*) of Iberian Peninsula, Balearic islands and Canary islands / Diatoms Monographs. A. R. G. Gantner Verlag K. G. 2003. Vol. 4. 639 p.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finland // K. Sv. Vet Akad. Handl. 1953. 4, N 1. S. 1—158; 1954. 4. N 5. S. 1—225; 1955. 5. N 4. S. 1—232.

Cremer H. The diatom flora of the Laptev Sea (Arctic Ocean) / Bibl. Diatomol. 1998. Vol. 40. 170 p.

Cumming B. F., Wilson S. E., Hall R. L., Smol J. P. Diatoms from British Columbia (Canada) lakes and their relationship to salinity, nutrients and other limnological variables. Berlin-Stuttgart, 1995. 207 p.

Edlund M. B., Soninkhishig N., Williams R. M., Stoermer E. F. Biodiversity of Mongolia: Checklist of diatoms, including new distributional reports of 31 taxa // Nova Hedwigia. 2001. Vol. 72. N 1/2. P. 59—90.

Fallu M. A., Allaire N., Pienitz R. Freshwater Diatoms from northern Québec and Labrador (Canada). Species — environment relationships in lakes of boreal forest, forest — tundra and tundra regions. Bibl. Diatomol. Berlin-Stutgart, 2000. Vol. 45. 200 p.

Foged N. Diatoms in Alaska / Bibl. Phycol. Vol. 53. 1981. 318 p.

Hartley B. A Check-List of the freshwater, brackish and marine diatoms of the British Isles and adjoining coastal waters // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1986. Vol. 66. P. 531—610.

Hein M. K. Flora of Adak Island, Alaska: *Bacillariophyceae* (diatoms) // Bibl. Diatom. 1990. Vol. 21. 133 p.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Eine Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil 1. Allgemeines und *Encyonema* Part. / Bibl. Diatomol. 1997a. Vol. 36. 382 p.

Krammer K. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis.* / Bibl. Diatomol. 1997b. Vol. 37. 469 p.

Krammer K. The genus *Pinnularia* / Diatoms of Europe. 2000. Vol. 1. 703 p.

Krammer K. Cymbella / Diatoms of Europe. 2002. Vol. 3. 584 p.

Krammer K. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella / Diatoms of Europe. 2003. Vol. 4. 530 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1986. 876 p.

Krammer K., Lange-Bertalat H. Bacillariophyceae. Teil 2: *Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1988. 536 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991a. 576 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 4. *Achnanthaceae.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1991b. 437 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae Teil 2: *Bacillariaceae. Epithemiaceae, Surirellaceae.* Ergänzte 3. Nachdruckauflage. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1999. 611 p..

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3. *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2000. 599 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae Teil 4. *Achnanthaceae.* Kritische Ergänzungen zu *Achnanthes* s. l., *Navicula* s. str., *Gomphonema.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2004. Bd 2/4. 468 p.

Lange-Bertalot H. 85 Neue Taxa und über 100 weitere neu definirte Taxa erganzend zur Süßwasserflora von Mitteleuropa // Bibl. Diatom. Bd 27. 1993. 454 s.

Lange-Bertalot H. Navicula sensu stricto. 10 Genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia* // Diatoms of Europe. 2001. Vol. 2. 526 p.

Lange-Bertalot H., Genkal S. I. Diatoms from Siberia. Islands in the arctic ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconogr. Diatom. 1999. Vol. 6. 302 p.

Lange-Bertalot H., Krammer K. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Neue und wenig bekannte Taxa, neue Kombinationen und Synonyme sowie Bemerkungen und Ergänzungen zu den Naviculaceae // Bibl. Diatom. 1987. Vol. 15. 289 p.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Oligotrophie-Indikatoren. 800 Taxa repräsentativ für drei diverse Seen-Typen // Iconographia Diatomologica. Bd. 2. 1996. 390 S.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D., Witkowski A. Hippodonta gen. nov. Umschreibung und Begründung einer neuen Gattung der *Naviculaaceae* // Iconographia Diatomologica. 1996. Vol. 4. P. 247 — 275.

Lange-Bertalot H., Moser G. Brachysira. Monographie der Gattung // Bibl. Diatom. 1994. Bd 29. 212 s.

Levkov Z., Krstic S., Metzeltin D., Nakov T. Diatoms of lakes Prespa and Ochrid // Iconographia Diatomologica. 2007. Vol. 16. 613 p.

McLaughlin K. B., Stone J. L. Some late Pleistocene diatoms of the Kenai Peninsula. Alaska // Nowa Hedwigia. 1986. H. 82. 118 p.

Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Tropical diatoms of South America II. Special remarks on biogeographic disjunction // Iconographia Diatomologica. 2007. Vol. 18. 877 p.

Metzeltin D., Lange-Bertalot H., Garcia-Rodriguez F. Diatoms of Uruguay // Iconographia Diatomologica. 2005. Vol. 15. 736 p.

Moser G., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Insel der Endemiten. Geobotanisches Phänomen Neukaledonien // Bibl. Diatom. 1998. Vol. 38. 464 p.

Naguma T. Taxanomic studies of the subgenus *Amphora* Cleve of the genus *Amphora* (*Bacillariophyceae*) in Japan // Bibl. Diatom. 2003. Bd 49. 265 p.

Patrick R. M., Freese L. R. Diatoms (*Bacillariophyceae*) from Northen Alaska // Proc. Acad. Nat Sci. Philadelphia. 1961. Vol. 112. N 6. P. 129—293.

Patrick R., Reimer C. W. The diatoms of the United States. Monographs of the Acad. Nat. Sci. Philadelphia, *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae.* 1996. 688 p.; *Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae.* 1975. 213 p. Vol. 2.

Reichardt E. Zur Revision der Gattung *Gomphonema* // Iconographia Diatomologica. 1999. Vol. 8. 203 p.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology et morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Rumrich U., Lange-Bertalot H., Rumrich M. Diatomeen der Anden. Von Venezuela bis Patagonien/Feuerland // Iconographia Diatomologica. 2000. Vol. 9. 649 p.

Van Dam Herman, Mertens A., Sinkeldarn J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Nitherlands // Neth. J. Aquat. Ecol. 1994. Vol. 28. N 1. P. 117 — 133.

Werum M., Lange-Bertalot H. Diatoms from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and antropogenetic impacts. Diatomeen in Quellen // Iconographia Diatomologica. 2004. Vol. 13. 417 p.

Vijver B., Beyens L., Lange-Bertalot H. The Genus *Stauroneis* in the Arctic and (Sub-) Antarctic Regions // Bibl. Diatom. 2004. Vol. 51. 317 p.

Witkowsky A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom Flora of Marine Coasts // Iconographia Diatomologica. 2000. Vol. 7. 925 p.

SUMMARY

74 representatives of *Adlafia, Amphipleura, Amphora, Aneumastus, Anomoeoneis, Biremis, Brachysira, Brebissonia, Caloneis* part. (*Bacillariophyceae*), found in the Beringia reservoir are listed.

УДК 575.22 : 582.475 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 10

© А. В. Пименов, Т. С. Седельникова, Е. Н. Муратова

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PICEA OBOVATA* И *PINUS SYLVESTRIS* НА ЕВТРОФНОМ БОЛОТЕ

A. V. PIMENOV, T. S. SEDEL'NIKOVA, E. N. MURATOVA. INDIVIDUAL VARIABILITY OF QUALITATIVE CHARACTERISTICS OF *PICEA OBOVATA* AND *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) SEEDLINGS IN EUTROPHIC BOG

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс: (3912) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
Поступила 21.11.2007
Окончательный вариант получен 08.07.2008

Представлены результаты сравнительного анализа встречаемости хромосомных аномалий семенного потомства произрастающих на евтрофном болоте особей ели сибирской и сосны обыкновенной в зависимости от массы и всхожести продуцируемых ими семян. Проверены предположения о наличии обратной зависимости между качеством семян и уровнем цитогенетических нарушений у семенного потомства отдельных деревьев.

Ключевые слова: евтрофное болото, *Picea obovata, Pinus sylvestris*, качество семян, хромосомные нарушения.

В формировании древостоев лесопокрытых участков евтрофных болот Западной Сибири доминирующую роль часто играют ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Наряду с другими темнохвойными видами — пихтой сибирской и сосной кедровой сибирской — ель сибирская усиливает свое присутствие, как правило, в прирусловых и притеррасных сограх, относящихся к числу наиболее продуктивных экосистем бореальной зоны Сибири. Сосна обыкновенная, принимая участие в формировании широкого спектра лесоболотных фитоценозов коренного генезиса, нередко образует высокополнотные монови-

довые древостои пионерных этапов лесообразовательного процесса на подвергшихся осушительной мелиорации евтрофных болотах (Ефремов, 1987). Для оценки перспектив развития и трансформации лесоболотных комплексов важнейшее значение имеет определение качественных характеристик семенного потомства хвойных (Санников, Петрова, 2003).

Особый интерес с генетико-селекционной точки зрения представляют исследования индивидуальной изменчивости этих показателей, позволяющие выявлять значение внутривидовых форм и отдельных особей в формировании будущих поколений древостоев. Вместе с тем для Западной Сибири изучение индивидуальной изменчивости качественных характеристик семенного потомства болотных экотипов хвойных ограничено работой Т. С. Седельниковой и Е. Н. Муратовой (2001), в которой для особей сосны обыкновенной с «ведьмиными метлами» на олиготрофных болотах выявлена значительно более высокая частота встречаемости хромосомных нарушений по сравнению с потомством обычных деревьев. В настоящем сообщении на уровне отдельных особей ели сибирской и сосны обыкновенной, произрастающих на евтрофном болоте, представлены результаты сравнительного анализа встречаемости хромосомных аномалий в семенном потомстве материнских деревьев в зависимости от массы и всхожести продуцируемых ими семян.

Материал и методика

Объекты исследования — популяции *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*, произрастающие на глубокозалежном (5.5—8.7 м) низинном болотном массиве «Большое Жуковское болото», пересекаемом узкой долиной и сильно врезанным руслом р. Жуковка, — расположены на территории Тимирязевского лесхоза Томской обл. Сбор шишек ели сибирской (ветровой опад) осуществлен в сентябре 1998 г. с 7 деревьев в прирусловой согре кедрово-елово-пихтовой травяно-болотной кочкарной (состав древостоя 4К3Е1П1Л1Б). Таксационные параметры деревьев составляют: диаметр — 21—34 см, высота — 11—22 м, возраст — 70—120 лет.

Образцы семян сосны обыкновенной (полный урожай шишек) отбирали в сентябре 2000 г. с 6 спиленных модельных деревьев в сосняке вейниково-крапивно-мелкотравяном, произрастающем на участке болотного массива, осушенном в 1961—1963 гг. В исследование были включены деревья, представляющие как естественную популяцию (особи № 4—6), произраставшую на данном болоте до осушения и испытавшую мелиоративное стресс-воздействие, так и лесокультурное насаждение постмелиоративного происхождения (особи № 1—3). Деревья из естественной популяции на момент проведения осушительных мероприятий имели 20—25-летний возраст, их высота не превышала 1.5—2.0 м. Искусственное насаждение представляет собой рядовые культуры, созданные в 1964—1966 гг. 3-летними саженцами из семян местного суходольного происхождения. На сроки отбора образцов по своим морфометрическим характеристикам особи сосны обыкновенной естественного и искусственного генезиса практически не отличались, их высота и диаметр составляли соответственно 12—15 м и 20—27 см.

В камеральных условиях определялась масса 1000 шт. полнозернистых семян, оценивались энергия прорастания и лабораторная (абсолютная) всхожесть семян. Проращивание семян осуществлялось в лабораторных условиях в чашках Петри (по 100 шт. в чашке), показатели качества семян определялись на 7- и 14-е дни экспозиции (ГОСТ 13056.6-75). Материалом для исследования встречаемости и спект-

ра хромосомных нарушений служили корневые меристемы прорастающих семян (по 30 шт. для каждого дерева). Окраску материала производили 1%-м раствором ацетогематоксилина. Давленые препараты готовили по общепринятой методике (Правдин и др., 1972) с собственными модификациями. Хромосомные аберрации учитывали с помощью метафазного метода (Бочков и др., 1972).

Результаты и обсуждение

Включенные в исследование особи ели сибирской характеризуются высоким уровнем индивидуальной изменчивости показателей качества семян: масса 1000 шт. варьирует от 2.2 до 5.1 г (CV = 31 %), лабораторная всхожесть — от 14 до 81 % (CV = 66 %), составляя в среднем для популяции соответственно 3.3 ± 0.39 г и 45.7 ± 11.36 % (табл. 1). Значения этих показателей, а также размеры шишек (длина — 72.3 ± 0.71 мм, ширина — 18.7 ± 0.15 мм) позволяют рассматривать данное насаждение как репрезентативное для западносибирской части ареала ели сибирской (Попов, 2005). Проведенное ранее для этой популяции ели кариологическое исследование выявило более высокий по сравнению со смежными суходольными насаждениями этого вида уровень хромосомных мутаций в семенном потомстве (Седельникова и др., 2004). Осуществленный в рамках настоящей работы (на уровне дерева) детальный цитогенетический анализ ели сибирской, произрастающей в болотной согре, показал высокую вариабельность встречаемости и спектра хромосомных нарушений в семенном потомстве отдельных деревьев (табл. 1). Встречаемость корневых меристем с нарушениями варьирует от 0.0 до 37.5 % (в среднем для популяции — 12.8 ± 4.58 %), а метафазных клеток с нарушениями — от 0.0 до 21.7 % (в среднем для популяции — 8.3 ± 2.71 %). Отмечены типичные для *Pinaceae* Lindl. хромосомные аберрации — фрагменты, кольцевые

ТАБЛИЦА 1

Качественные характеристики семян, встречаемость и спектр хромосомных мутаций в клетках корневых меристем семенного потомства деревьев ели сибирской

Показатели	Номера деревьев						
	1	2	3	4	5	6	7
Масса 1000 шт. семян, г	3.1	2.2	3.0	3.3	2.2	5.1	4.0
Лабораторная всхожесть семян, %	25 ± 0.7	14 ± 1.3	28 ± 0.1	71 ± 2.6	21 ± 0.3	81 ± 2.0	80 ± 2.7
Встречаемость корневых меристем с нарушениями, %	6.7	11.1	15.8	13.2	37.5	—	5.1
Встречаемость метафазных клеток с нарушсниями, %	6.7	9.5	21.7	4.5	12.5	—	3.4
Типы метафазных нарушений, %							
тетраплоидная клетка	—	—	7.3		—	—	1.8
анеуплоидная клетка	—	—	—	1.7	—	—	—
один или несколько фрагментов	—	4.7	7.2	0.7	—	—	—
дицентрическая хромосома	—	4.8	—	—	4.2	—	—
кольцевая хромосома	—	—	—	0.7	—	—	0.8
ацентрическое кольцо	6.7	—	—	—	—	—	—
добавочная хромосома	—	—	3.6	0.7	4.2	—	—
нарушсния спирализации	—	—	—	0.7	—	—	0.8
остаточное ядрышко	—	—	3.6	—	4.1	—	—

и дицентрические хромосомы, а также часто встречающиеся у представителей рода *Picea* A. Dietr. добавочные, или B-хромосомы.

Качественные характеристики семян сосны обыкновенной в искусственном насаждении и естественной популяции значительно различаются ($t_{st} = 7.24$ — по массе семян; $t_{st} = 4.47$ — по их лабораторной всхожести). При этом масса семян оказалась в среднем выше у деревьев из естественной популяции (7.2 ± 0.65 г) по сравнению с искусственным насаждением (7.0 ± 0.47 г). Лабораторная всхожесть, наоборот, была выше у всех изученных деревьев из искусственного насаждения (76 ± 9.7 %) по сравнению с естественной популяцией (45 ± 1.5 %) (табл. 2). Вероятно, продуцирование семян столь разного качества деревьями со сходными фенотипическими характеристиками из одних условий произрастания является отдаленным последствием мелиоративного стресс-воздействия, затронувшего репродуктивную сферу растений.

При экспериментальной проверке данной гипотезы ранее было установлено, что у семенного потомства деревьев в естественной популяции частота встречаемости корневых меристем с патологическими митозами значительно выше, чем в искусственном насаждении (Пименов, Седельникова, 2006). Дополнительное изучение метафазных клеток также выявило сходную картину (табл. 2). Так, частота встречаемости аномалий из естественной популяции составила: в корневых меристемах — 36.7 ± 5.77, в метафазных клетках — 5.9 ± 1.12 %. Встречаемость аномалий у семенного потомства деревьев из искусственного насаждения соответственно ниже: в корневых меристемах — 24.4 ± 6.78; в метафазных клетках — 4.8 ± 1.77 %. При этом уровень индивидуальной изменчивости рассматриваемых

ТАБЛИЦА 2

Качественные характеристики семян, встречаемость и спектр хромосомных мутаций в клетках корневых меристем семенного потомства деревьев сосны обыкновенной

Показатели	Номера деревьев					
	искусственное насаждение			естественная популяция		
	1	2	3	4	5	6
Масса 1000 шт. семян, г	6.5	6.5	7.9	6.6	6.5	8.5
Лабораторная всхожесть семян, %	85 ± 5.2	87 ± 0.3	57 ± 2.2	43 ± 2.9	44 ± 1.0	48 ± 2.4
Встречаемость корневых меристем с нарушениями, %	36.7	13.3	23.3	26.7	36.7	46.7
Встречаемость метафазных клеток с нарушениями, %	6.3	1.3	6.9	3.7	6.9	7.2
Типы метафазных нарушений, %						
триплоидная клетка	1.3	—	—	0.5	—	0.6
тетраплоидная клетка	—	—	—	0.9	1.3	1.4
один или несколько фрагментов	2.6	0.4	3.7	0.5	2.6	4.3
дицентрическая хромосома	0.4	—	—	0.5	—	—
полицентрическая хромосома и фрагмент	0.2	—	—	—	—	—
кольцевая хромосома	1.6	0.3	0.5	0.8	—	0.3
кольцевая хромосома и фрагмент	—	0.3	—	—	—	0.3
«надетая» кольцевая хромосома	0.2	0.3	—	—	—	—
одно или несколько ацентрических колец	—	—	2.2	—	0.4	—
ацентрическое кольцо и фрагмент	—	—	0.5	—	—	—
другие нарушения	—	—	—	0.5	2.6	0.3

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляции между качественными характеристиками семенного потомства деревьев ели сибирской и сосны обыкновенной

Характеристики	Выборки	Масса семян, г	Всхожесть семян, %	Встречаемость корневых меристем с нарушениями, %
Всхожесть семян, %	I	0.862		
	II	−0.998		
	III	0.973		
Встречасмость корневых меристем с нарушениями, %	I	−0.718	−0.544	
	II	−0.084	0.024	
	III	0.843	0.945	
Встречаемость мстафазных клеток с нарушениями, %	I	−0.637	−0.698	0.564
	II	0.582	−0.630	0.762
	III	0.528	0.711	0.902

Примечание. I — ель сибирская, II — сосна обыкновенная (искусственное насаждение), III — сосна обыкновенная (естественная популяция).

цитогенетических показателей оказался значительно выше у семенного потомства деревьев из искусственного насаждения (CV = 48.1 и 64.1 %) по сравнению с естественной популяцией (CV = 27.2 и 32.9 %). В обеих выборках наблюдаются сходные типы метафазных нарушений. Вместе с тем у семенного потомства естественной популяции наряду с типичными встречаются редкие, трудно классифицируемые комплексные аберрации (отнесены в табл. 2 к группе «другие нарушения»).

Полученные данные позволяют осуществить проверку предположения (нередко принимаемого как очевидный факт) о наличии обратной зависимости между качеством семян и уровнем цитогенетических нарушений у семенного потомства отдельных деревьев. Результаты проведенного корреляционного анализа свидетельствуют о соответствии этой закономерности лишь для болотной популяции ели сибирской (табл. 3). Более сложная картина, выявившая значительные различия семенного потомства в насаждениях естественного и искусственного генезиса, наблюдается у сосны обыкновенной. Так, в естественной популяции проростки более крупных семян, отличаясь максимальной всхожестью, характеризуются более высоким уровнем встречаемости как корневых меристем с хромосомными аномалиями, так и метафазных клеток с нарушениями. В искусственном насаждении отмечается иная ситуация: максимальная всхожесть характерна для более мелких семян, встречаемость метафазных клеток с нарушениями имеет обратную связь с всхожестью семян, а уровень корневых меристем с хромосомными аномалиями не зависит ни от массы, ни от всхожести семян.

Заключение

Проведенный анализ индивидуальной изменчивости качественных характеристик семенного потомства ели сибирской и сосны обыкновенной позволяет сделать выводы, представляющие определенный лесоводственный интерес. В популяции ели сибирской, длительное время произрастающей в условиях евтрофного болота, выявлена обратная взаимосвязь между качеством семян и уровнем диагностируемых хромосомных нарушений в семенном потомстве отдельных деревьев. В популяциях сосны обыкновенной из подвергшихся осушению экотопов в зависимости

от времени (до осушения или после) и характера происхождения насаждения (естественного или искусственного) наблюдаются существенные различия в качественных характеристиках семенного потомства, отражающие, по-видимому, отдаленный эффект мелиоративного стресс-воздействия. У семенного потомства сосны обыкновенной из естественной популяции, существовавшей на евтрофном болоте до его осушения и испытавшей резкое изменение условий произрастания, возрастает уровень индивидуальной изменчивости качества семян и расширяется спектр хромосомных мутаций.

Благодарности

Авторы выражают признательность С. П. Ефремову (Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН) за многолетний мониторинг объектов исследования и ценные замечания при обсуждении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Н. В. Классификация и методы учета хромосомных аберраций в соматических клетках // Генетика. 1972. Т. 8. № 5. С. 133—141.

ГОСТ 13056.6-75. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. М., 1975. 37 с.

Ефремов С. П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск, 1987. 249 с.

Пименов А. В., Седельникова Т. С. Аномалии митоза в проростках *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на евтрофном осушенном болоте // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1537—1544.

Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интеграция и дифференциация популяционных систем. Новосибирск, 2005. 231 с.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 2003. 247 с.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 50—60.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* в Западной Сибири // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 718—733.

SUMMARY

The results are presented of comparative analysis of the chromosomal anomalies frequency in relation to seed mass and seed germination in seedlings of the Siberian spruce and Scots pine trees growing in eutrophic bog. A supposition was tested about inverse proportional connection between seed quality and chromosomal abnormalities level in seedlings from different trees. This physiological correlation is observed in the spruce population growing for a long time under stable conditions of the eutrophic bog. In artificial stands of Scots pine formed in the eutrophic bog after amelioration, the nonconformity connection between seed quality and chromosomal mutations level in seedlings is revealed. In Scots pine native population growing in eutrophic bog before amelioration, and then under adverse conditions resulted from the amelioration, the level of individual variability of seed quality increases, and the spectrum of mutations extended.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.951.6

© В. В. Бялт, Г. А. Фирсов

НОВЫЙ ГИБРИД *PEDICULARIS* X *SAGALAEVII* (*SCROPHULARIACEAE*) ИЗ ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

V. V. BYALT, G. A. FIRSOV. *PEDICULARIS* × *SAGALAEVII* (*SCROPHULARIACEAE*), A NEW HYBRID FROM VOLGOGRAD REGION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt66@mail.ru, Gennady_firsov@mail.ru
Поступила 19.11.2008

Приводится описание нового гибрида *Pedicularis phsocalyx* с *P. dasystachys* — *Pedicularis* × *sagalaevii* Byalt et Firsov., nothosp. nov.
Ключевые слова: новые таксоны, гибриды, *Pedicularis*.

Во время совместной экспедиции сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и Волгоградского государственного педагогического университета (ВГПУ) в Нижнехопёрский природный парк в мае 2007 г. нами был обнаружен редкий для флоры Волгоградской обл. вид мытника — *Pedicularis physocalyx* Bunge. По данным «Флоры СССР» (Введенский, 1955) и «Флоры европейской части СССР» (Иванина, 1981) этот поволжско-казахстанский степной вид, распространенный в Нижнем Поволжье, Западной Сибири (Верхнее-Тобольский, Иртышский и Алтайский флористические районы), в Средней Азии (Восточное Прибалхашье и по р. Уил) и в Кашгаро-Джукгарском флористическом районе (Джунгария). В европейскую часть России он заходит только на самом востоке Центрального (Волж.-Дон.: окр. г. Саратова) и Восточного флористических районов (Нижн.-Дон. и Заволж.: окр. г. Троицка). Везде этот вид очень редок, в связи с чем он был включен в «Красную книгу Волгоградской области» (Сагалаев, 2006). До нашей находки этот вид был известен в Волгоградской обл. только из 2 местонахождений — урочища Синяя гора и с Гусельско-Тетеревятского кряжа в Жирновском р-не (Скворцов, 1963 — МНА) (Скворцов 1971; Сагалаев, 2006). Наша находка значительно западнее этих двух мест: в окрестностях хутора Красновский Нехаевского р-на на крутом правом берегу р. Хопёр. Другие достоверные местонахождения вида известны из окрестностей г. Саратова (Иванина, 1981) и Самарского Заволжья (Плаксина, 2001). Совсем недавно вид был найден на севере Ростовской обл. (Дёмина, Майоров, 2005).

На Нижнем Хопре на лугово-степных склонах, опушках нагорно-байрачных лесков, среди кустарников и на пойменных лугах широко распространен желтоцветковый *P. kaufmannii* Pinzger, но в отличие от обнаруженных нами растений он имеет невздувающуюся чашечку, более мелкие цветки и более поздние сроки цветения (конец июня-июль). Мы собрали цветущие растения в самом начале мая, что является характерным для *P. physocalyx*.

В окрестностях хутора Красновский *P. physocalyx* рос в большом количестве в степном сообществе на юго-восточном склоне холма ниже триангуляционного знака и был представлен полным возрастным спектром, от молодых до старых растений. Большинство растений было в цвету, что тоже свидетельствует о хорошем состоянии популяции. Кроме *P. physocalyx* с желтыми цветками, здесь же произрастает более обычный для Прихоперья — *P. dasystachys* с темно-розовыми цветками и цветущий одновременно с первым. В отличие от *P. physocalyx* он встречается здесь рассеянно, в небольшом количестве. Среди растений с желтыми цветками нами были найдены интересные экземпляры с промужуточными признаками между этими двумя видами. Цветки у них с желтой трубкой и нижней частью шлема, но с розовой верхушкой венчика, что сразу бросается в глаза. Кроме того, в отличие от *P. physocalyx* их чашечка и прицветники густо покрыты беловатым опушением, как у *P. dasystachys*, а верхушки чашелистиков и прицветников у них темно-розовые, чего не бывает у *P. physocalyx*. Листовые пластинки также имеют промежуточную форму между этими двумя видами. Таким образом, мы имеем дело с гибридом между *P. physocalyx* и *P. dasystachys*.

Ни во «Флоре СССР» (Введенский, 1955), ни во «Флоре европейской части СССР» (Иванина, 1981) бинарного названия для таких гибридов, как и указаний на их существование мы не обнаружили, так же как и в монографиях по роду *Pedicularis* (Bonati, 1918; Limpricht, 1924; Li, 1948; 1949 и др.), в связи с чем мы предлагаем дать этому новому гибриду бинарное название в честь большого знатока флоры региона и одного из коллекторов этого растения проф. Вадима Александровича Сагалаева из г. Волгограда.

Pedicularis × sagalaevii Byalt et Firsov nothosp. nov.
(*P. physocalix × P. dasystachys*)

Nothospecies nova characteris inter *P. physocalyx* et *P. dasystachys* passideo.

Ab affinis *P. dasystachys* tubae corollae et basis galeae floriorum arenicoloris distingui (nec tota purpureae), sed cum apicem galei puipureum et calicem minus inflatum diognoscitur. Ab affinis *P. physocalyx* calicem et bracteorum dense pubescentia albescentia vestitum, mas affinis cum *P. dasystachys*, et apicis calicibus et bracteorum purpurei et etiam laminis foliorum magis dissecta differt.

Hybrida naturalis. Habitat ad decliva steposa inter species parientales.

H o l o t y p u s: Prov. Volgogradensis, distr. Nechaevensis, Praeditum naturalem Nizhnechopjorense, in ripa dextra abrupta fl. Chopjor, in collis stepposis circa puncto geodesico, in declivicis austro-orientalis et orientalis, in parte suprema, fl., 6 V 2007, leg. V. V. Bjalt, V. A. Sagalaev, G. A. Firsov (LE — holo; VOLG — iso).

Новый нотовид имеет промежуточные признаки между *P. physocalyx* и *P. dasystachys*. От *P. dasystachys* он отличается цветками со светло-желтой трубкой и нижней частью шлема (а не целиком темно-розовые), но с розовой верхушкой венчика и менее вздутой чашечкой. От *P. physocalyx* отличается чашечкой и прицветниками, густо покрытыми беловатым опушением, более сходным с опушением у *P. dasystachys*, и темно-розовыми верхушками чашелистиков и прицветников, а также более рассеченными листовыми пластинками.

Естественный гибрид. Встречается на степных склонах среди родительских видов.

Г о л о т и п: Волгоградская обл., Нехаевский р-н, Нижнехопёрский природный парк, окрестности хутора Красновский, крутой правый берег Хопра, степь на холме у триангуляционного пункта, на юго-вост. и вост. склонах холма, в его верхней части, 6 V 2007, В. В. Бялт, В. А. Сагалаев и Г. А. Фирсов (LE — holo: VOLG — iso).

Благодарности

Приносим глубокую благодарность за помощь в организации экспедиции в Нижнехопёрский природный парк Т. Г. Пономаревой и всем сотрудникам парка, а также Н. Н. Цвелёву за критический просмотр рукописи.

Исследование поддержано грантами Small Rufford Grant и Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 08-04-00858).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Pedicularis L. // Флора СССР. 1955. Т. 22. С. 687—795.

Дёмина О. Н., Майорова С. Р. Важнейшие флористические находки в Ростовской области // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 23—28 мая 2005 г.). М.; СПб., 2005. С. 27.

Иванина Л. И. Pedicularis L. // Флора европейской части СССР. 1981. Т. 5. С. 288—300.

Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.

Сагалаев В. А. Pedicularis physocalyx Bunge // Красная книга Волгоградской области / Волгоград, 2006. Т. 2. Растения и грибы. С. 192.

Скворцов А. К. Материалы к флоре Волгоградской области // Флора и растительность европейской части СССР / Тр. Бот. сада МГУ. М., 1971. Вып. 7. С. 35—68.

Bonati G. Le genre *Pedicularis* L. Nansi. 1918. P. 1—168.

Limpricht W. Studien über die Gattung *Pedicularis* // Feddes Repert. 1924. Bd 20. S. 161—265.

Li Hu-lin. A revision of genus *Pedicularis* in China // Proc. Acad. Sci. Philadelphia. 1948. Vol. 100. P. 205—378; 1949. Vol. 101. P. 1—274.

SUMMARY

A new hybrid of *Pedicularis physocalyx* to *P. dasystachys* is described as *P.* × *sagalaevii* Byalt et Firsov nothosp. nov. The record of *P. physocalyx* for the Lower Khoper River region in the Nizhnekhopersky Nature Park (Nekhaevskaya district) is the third one for the Volgograd Region.

УДК 582.524.1 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 10

© И. В. Енущенко, А. А. Гнутиков

НОВЫЙ ВИД РОДА *PUCCINELLIA* (POACEAE) ИЗ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

I. V. ENUSHHENKO, A. A. GNUTIKOV. A NEW SPECIES OF *PUCCINELLIA* (*POACEAE*) FROM EAST SIBERIA

Иркутский государственный университет, биолого-почвенный ф-т,
каф. ботаники и генетики
664003 Иркутск, ул. К. Маркса, 1
E-mail: deschampsia@yandex.ru
Поступила 27.11.2008
Окончательный вариант получен 04.02.2009

Приводится описание нового вида *Puccinellia candida* из Читинской области.
Ключевые слова: новый вид, *Puccinellia*, *Poaceae*, Читинская область.

Puccinellia candida Enustschenko et Gnutikov sp. nov.

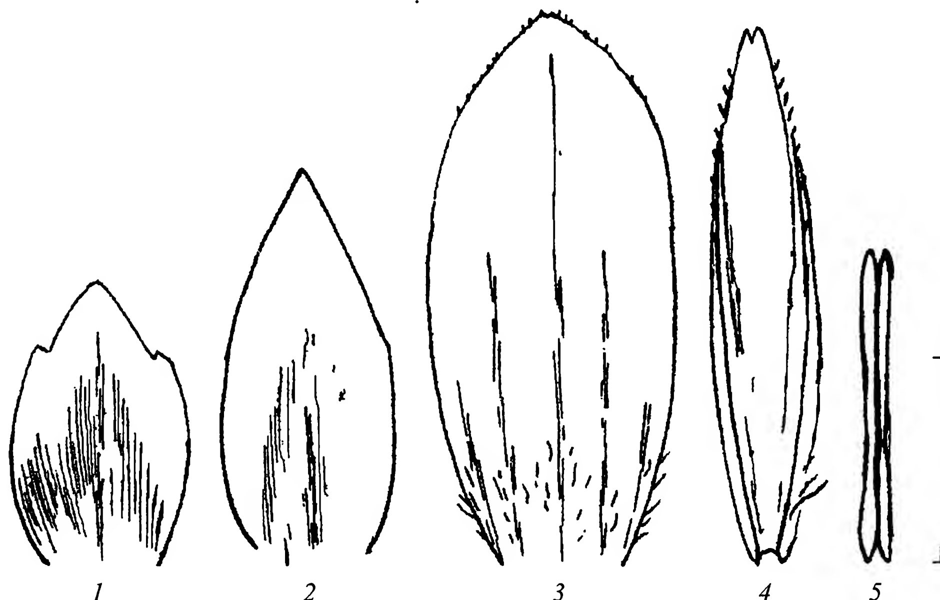
Planta perennis, 40—90 cm alta, culmis sat crassis erectis vel basi geniculatis, caespites laxos vel sat compactos cum innovationibus abbreviatis formans. Laminae foliorum convolutae, candidae, secus nervos scabrae; ligula membranacea obtusiuscula, dorso al-

bido-pruinosa et pauciaculeolata, 1 mm longa. Panicula initio compressa cum ramulis oblique ascendentibus dein diffusa, (10)15—35 cm longa. Ramuli crassiusculi, inferne scabridiusculi vel laeves, sub spiculis acute scabri, 10—15 cm longi. Spicula (3)4—6-flora, 4—7 mm longa. Glumae acutiusculae, lanceolatae, margine ciliatae, inferior 1—2.5 mm longa, superior vero (1.75)2.5—3 mm longae. Lemmata oblongata, obtusata, margine ciliata, 2.5—3 mm longa, inferne secus nervos breviter pilosa, raro fere glabra. Palea apice ciliata, secus carinas superne aculeolata, inferne pilosa. Antherae 1.5—1.75 mm longae.

T y p u s: Prov. Czita, distr. Uletovskyi, ad septentrionem 4 km versus a pago Ablatuiskyi Bor, lacus picro-salsus Selitrjanoe, in loco salso, 51°13′ lat. bor. 112°14′ long. orient., 9 VIII 2007, 2n = 42. A. Gnutikov, I. Enustschenko (LE), i s o t y p u s — LE, IRKU.

A f f i n i t a s. Species nostra specie *P. macranthera* Krecz. affinis est, habitu *P. nipponicae* Ohwi sed grado ploiditate (2n = 42, non 2n = 28) et antheris magnis differt (1.5—1.75, non 0.7—0.8 mm lg.). A *P. macranthera* lemmatis inferne secus nervis breviter pilosis raro subglabris (non densiuscule pilosa) et foliis albido pruinosis differt.

Многолетние растения, 40—90 см выс., с относительно толстыми прямостоячими или внизу коленчато-изогнутыми стеблями, образующими рыхлые или довольно плотные дерновинки с укороченными вегетативными побегами (см. рисунок). Листовые пластинки свернутые, белесые, по жилкам шероховатые; язычок 1 мм дл., перепончатый, туповатый, на спинке с белым налетом и небольшим числом шипиков. Метелка (10)15—35 см дл., вначале сжатая с косо вверх направленными веточками, позже раскидистая. Веточки 10—15 см дл., толстоватые, внизу слабо шероховатые или гладкие, под колосками остро шероховатые. Колоски (3)4—6-цветковые, 4—7 мм дл. Колосковые чешуи островатые, ланцетные, с реснитчатым краем, нижние — 1—2.5 мм дл., верхние — (1.75)2.5—3 мм дл. Нижние цветковые чешуи 2.5—3 мм дл., продолговатые, притупленные с реснитчатым



Puccinellia candida (Typus).

1 — нижняя колосковая чешуя, *2* — верхняя колосковая чешуя, *3* — нижняя цветковая чешуя, *4* — верхняя цветковая чешуя, *5* — пыльник. Масштабная линейка — 1 мм.

краем, в нижней части по жилкам коротко волосистые, почти голые. Верхняя цветковая чешуя наверху реснитчатая, по килям с шипиками, ниже переходящими в волоски. Пыльники 1.5—1.75 мм дл.

Тип: Читинская обл., Улетовский р-н, 4 км севернее с. Аблатуйский Бор, горько-соленое озеро Селитряное, на солончаке, 51°13′ с. ш. 112°14′ в. д., 9 VIII 2007, 2n = 42. А. Гнутиков, И. Енущенко (LE), изотип — LE, IRKU.

Родство. Близок к *P. macranthera* Krecz. Габитуально сходен с *P. nipponica* Ohwi, однако отличается уровнем плоидности (2n = 42, а не 2n = 28) и более крупными пыльниками (1.5—1.75, а не 0.7—0.8 мм дл.). От *P. macranthera* отличается коротко волосистыми в нижней части или почти голыми (а не обильно волосистыми) нижними цветковыми чешуями и листьями с белесоватым налетом.

P. candida приурочен к берегам соленых озер, где растет вместе с другими видами бескильниц: *P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr. и *P. kulundensis* Serg. Имеет большое сходство с япономорским *P. nipponica*. У нее такие же длинные, раскидистые метелки с толстыми, остро шероховатыми веточками и почти голые нижние цветковые чешуи. Растение также покрыто белесоватым налетом.

Однако у нашего вида более крупные пыльники — 1.5—1.75 мм дл. против 0.7—0.8 мм у *P. nipponica*. Это, очевидно, связано с более высокой плоидностью *P. candida*. У типа *P. candida* нами было посчитано число хромосом. Это оказался гексаплоид (6×) — 2n = 42 (подсчет А. Гнутикова). Подтверждающий цитологический гербарий (голотип) находится в LE и в IRKU (изотип). Для *P. nipponica* характерен тетраплоидный набор 2n = 28 (Пробатова, Соколовская, 1981). Этот вид распространен по приморским отмелям Японии, Курильских островов, Южного Приморья и Кореи (Пробатова, 1985) и является более древним видом, чем *P. candida*. Гексаплоидность *P. candida* свидетельствует о его гибридогенной природе. Одним из родительских видов может быть *P. macranthera*.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность Н. Н. Цвелёву и Н. С. Пробатовой за помощь в подготовке публикации.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610) и гранта Иркутского госуниверситета № 111-02-000/8-09.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пробатова Н. С. Семейство мятликовые, или злаки — *Poaceae* Barnh. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Кариологическое исследование растений островов Дальневосточного Государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 92—114.

SUMMARY

A new species *Puccinellia candida* Enustschenko et Gnutikov from the Chita is described from Chita Region.

УДК 582.948.2 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 10

© Р. В. Камелин

НОВЫЙ ВИД РОДА *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО КИТАЯ И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ СИБИРСКИХ ВИДАХ РОДА

R. V. KAMELIN. A NEW SPECIES OF *MERTENSIA* (*BORAGINACEAE*) FROM WEST CHINA AND TAXONOMICAL NOTES ON SOME SPECIES OF THE GENUS IN SIBIRIA

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс 8-812-2343457
Поступила 27.04.2009

Описан новый вид рода *Mertensia* (*Boraginaceae*). Два вида *Mertensia* получают правильное название.
Ключевые слова: *Mertensia, Boraginaceae,* новый вид, новое название, Китай, Сибирь, Казахстан.

В 2007 г. при работах совместной экспедиции ботаников Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (г. Барнаул) и Института ботаники АН КНР (Пекин) в горах Саур на западе Китая был собран новый вид рода *Mertensia* Roth, который описывается ниже.

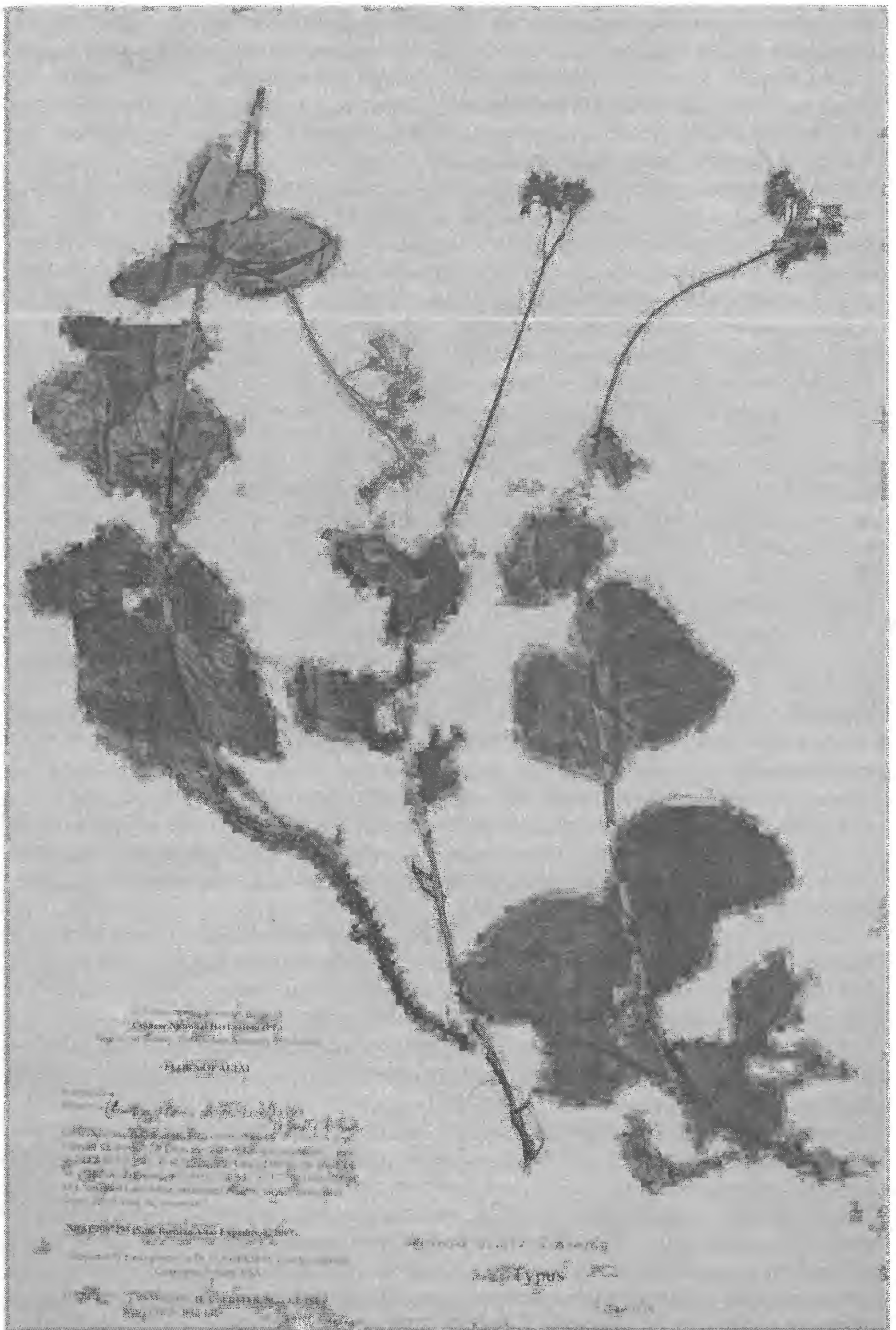
Mertensia sinica R. Kam. sp. nov.

Herba rhizomatosa, sat alta. Caules distantes, leviter ascendentes, ad 30—40 cm alt., polyphylles. Folia ovata, apice obtusiuscula, basalia petiolata, caulina sessilia, basi vix cordata, tenuia, supra et passim ad margines stellato-tuberculata. Inflorescentia distincte segregata, longe pedunculata, aphylla, conferta, multiflora. Flores numero 10—13. Calyx inferius integer, tantum ad 1/2 (etiam 1/3) in dentes incisus. Dentes late triangulari vel triangulato-ovati, margine vix cartilagineo-setacei. Corolla anguste tubulosa, azurea, 10—14 mm lg. Corollae tubus calyce et limbo 2—3-plo longior. Fornices arcuati. Stylus longe exsertus. Nuculae ad 4—4.5 mm lg., ovatae, acutae, exalatae, espinulosae, dorsu vix rugulosae, fere leaves.

Typus: China, provincia Xinjiang, districtus Hoboksar (Kobukty), montes Saur, declive australe, in parte superiore vallis fluminis Karakyia, ad trajectum Karagaity-ninkezen, 2100—2300 m, 11.07.2007 (S. Smirnov, D. German, M. Kutsev, Wenli Chen, Bing Liu, SRAE N 2007—293) [LE]. Isotypi — [PE].

Species nova habitu specierum altaicarum e grege Sibiricae similes, sed ob calycem alte connatum insignis.

Мертензия китайская (см. рисунок). Корневищная, довольно высокая трава. Стебли расставленные, слегка восходящие, до 30—40 см выс., многолистные. Листья яйцевидные, на верхушке туповатые, у основания побегов — на черешках, стеблевые — сидячие, в основании чуть сердцевидные, тонкие, сверху и рассеяно по краю звездчато-бугорчатые. Соцветие явно обособленное, на длинном цветоносе, безлистное, сжатое, многоцветковое. Цветков по 10—13. Чашечка в нижней половине цельно сросшаяся, только до половины (и даже одной трети) надрезанная на зубцы. Зубцы широко-треугольные или треугольно-яйцевидные, по краю едва хрящевато-щетинистые. Венчик узко трубчатый, небесно-голубой, 10—14 мм дл. Трубка венчика в 2—3 раза длиннее и чашечки, и отгиба. Сводики дуговидные.



Тип *Mertensia sinica* R. Kam.

Столбик длинно выставляющийся. Орешки (эремы) до 4—4.5 мм дл., яйцевидные, острые, без крыла и без зубцов, по спинке чуть морщинистые, почти гладкие.

Тип: Китай, Синцзян-Уйгурский автономный регион, уезд (сомон) Хобоксар (Кобукты), горы Саур, южный макросклон, в верховьях р. Каракия, подъем на перевал Карагайтынинг-озень («нинкезень»), 2100—2300 м, 11.07.2007 (С. Смирнов, Д. Герман, М. Куцев, Венли Чен, Бинь Лю, SRAE № 2007—293) [LE].

Габитуально новый вид почти во всем схож с алтайскими видами группы *Sibiricae* M. Pop., резко выделяясь, однако, по высоко сросшимся чашечкам. Очень важно и то, что соцветие у него обособленное, безлистное на длинном общем цветоносе. А именно хорошо обособленные соцветия и высоко сросшиеся чашечки с широкими зубцами свойственны двум видам другой группы *Utriculosae* M. Pop. Их два: северо-забайкальский эндемик *M. serrulata* (Turcz.) DC и эндемик высокогорий соседнего с Сауром хр. Тарбагатай — *M. tarbagataica* B. Fedtsch. (очень редкое растение!).

M. tarbagataica растет на осыпях и расползается в них ветвящимися корневищами, а надземные побеги у него короткие, до 15 см, в основании с чешуевидными, а выше — со скученными стеблевыми (несколько их — на черешках, а верхние в числе 2—3 сидячие) листьями. Соцветие сжатое, обособленное из немногих темно-синих цветков, венчики которых с едва выраженным отгибом (почти трубчатые). Новый вид, таким образом, связует алтайские и тарбагатайско-саурские расы *Sibiricae* (а их было описано 3) и *M. tarbagataica,* и его, пожалуй, можно было бы посчитать и гибридогенным. Но на деле сросшиеся чашечки возникают, видимо, в разных группах вполне независимо. Пара таких видов разного родства есть и в Тихоокеанской части Северной Америки (*M. ciliata* (James) G. Don, *M. campanulata* A. Nels). Да и вообще в роде *Mertensia* хорошо заметны гомологии разных признаков у видов Сев. Америки и Сев. Азии. Поэтому, пожалуй, и новый вид, и *M. tarbagataica* — автохтонные производные от предкового типа всех алтайских рас *Sibiricae.*

Между тем номенклатура именно этих рас требует серьезного обсуждения несмотря на то, что в отечественной литературе она представляется в целом вполне устоявшейся, и более того, виды серии (вернее, группы) недавно обсуждались в публикации О. Д. Никифоровой (2008), изобилующей, однако, неточностями, да и просто ошибками.

Первый вид из этой группы был описан еще К. Линнеем в 1753 г. под названием *Pulmonaria sibirica* L. Вот перевод протолога в первом издании «Species plantarum».

«4. *Pulmonaria* с укороченными чашечками, прикорневыми листьями почти сердцевидными (*sibirica*). Обитает в Сибири. Многолетник.

Корень многолетний. Листья голые сизые: прикорневые сердцевидные, на стебле яйцевидные. Щитки ветвистые, поникающие. Средняя между предыдущей и следующей [т. е. *P. virginica* и *P. maritima*]».

Следует признать, что протолог для анализа весьма скупой. Тот же текст полностью повторен и во втором издании «Species plantarum» (1762). Сколько-нибудь значимой информации, кроме той, что разделяет этот вид от двух тут же описанных видов будущего рода *Mertensia*, нет. Более точного указания нет и на местонахождение вида. И очень редкий у Линнея случай — нет никаких ссылок на источник получения материала (если не считать общего указания в предисловии к «Species plantarum», что автор имел самый превосходный материал по Сибири от Гмелина («Gmelinus sibericas facile omnes... dedit»).

М. Г. Попов (1953а), обработавший род *Mertensia* (как и сем. *Boraginaceae* в целом) во «Флоре СССР», как раз полагал, что вид описан «по рисунку Гмелина

из Сибири, с р. Лены». Он, однако, был прав лишь отчасти. Рисунка и описания Гмелина Линней не имел вплоть до 1769 г., когда племянник И. Гмелина — С. Г. Гмелин — издал 4-й том «Flora sibirica». В этом томе Гмелин-старший сам подробно описывает этот вид под названием «*Anchusa foliis radicalibus cordatis, caulinis ovatis*» и дает его изображение. Более того, Гмелин указывает и более раннее свое название этого вида — *Symphytum foliis ovatis* (Gmel. mss.), видимо, еще полевое определение. Мне удалось найти в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН) образец самого Гмелина с таким названием.

Есть еще одно интересное указание в сочинении ученика Линнея — А. М. Карамышева — «Диссертация о необходимости продвижения вперед естественной истории в России» (Karamyschev, 1766). В параграфе XIX этой работы есть такая фраза: «Flora sibirica обещает обозначить особым росчерком местонахождение» (и далее следует аббревиатура, которую я расшифровать не смог), а в последующем списке сибирских растений числится и *Pulmonaria sibirica*. У Гмелина как раз обозначено и местонахождение вида — «Ad Lenam fluvium copiose». Таким образом, вполне возможно, что у Линнея был материал от Гмелина (и можно было бы поискать в обширной переписке Гмелина и Линнея, под каким названием он был получен). Получал также Линней и семена этого растения. Но он мог получить какие-то материалы, например, Г. Штеллера через братьев Демидовых.

Сейчас *Pulmonaria sibirica* лектотипифицирована (Jarvis, 2007) по давно известному экземпляру из гербария К. Линнея, принадлежащего Линнеевскому Обществу в Лондоне (Linn. Hb. 184.6). Это верхушка цветущего побега, совершенно без прикорневых (сердцевидных или тупоокруглых в основании) листьев, все листья (до 5 см) острые, узко-эллиптические, самый нижний на черешке около 5 см дл., цветки некрупные (до 12 мм), столбики едва превышают венчик, отгиб чуть короче трубки. Чашечка очень мелкая, с острыми почти линейными долями. Кроме надписи почерком Линнея — *sibirica* — и непонятного значка впереди, никаких данных более нет. Между тем, в Линнеевском Гербарии Королевского Музея Естественной Истории в Стокгольме (S-Linn) тоже есть образцы *P. sibirica*. Два из них из гербария Ларса Монтина были собраны в Ботаническом саду в Упсале садовником Нитцелем, причем один — под названием *P. virginica*, а еще один — из гербария Касстрома с определением Петера Бергиуса (видимо, тоже из Ботанического сада!). Эти растения значительно более соответствуют пониманию вида у Гмелина (и его таблице), а также представлениям М. Г. Попова. Конечно, у всех этих образцов нет прикорневых листьев, но даже стеблевые листья здесь более широкие, явно мясистые, с хорошо заметными дуговидными боковыми жилками и тупыми (а не остроклиновидными, как на лондонском образце) основаниями листьев. Заметны и более широкие трубки венчиков и длинно выставляющиеся столбики.

Таким образом, прежде всего следовало бы исследовать лектотип, хранящийся в гербарии Линнея, и точно определить, какой сибирский вид он представляет, и как соотносится он с синонимами Гмелина. Ведь и раньше понимали объем *Mertensia sibirica* (= *Pulmonaria sibirica*) по-разному (в частности, относя к этому виду и алтайские растения). Но несмотря на то что Гмелин-старший был на Западном Алтае, нет никаких оснований считать, что виды *Mertensia* были собраны в этом регионе до 1760-х годов. Согласно всем отечественным флорам, впервые алтайский вид рода *Mertensia* был описан в 1829 г. под названием *Lithospermum pallasii* Ledeb. в «Изображениях растений Флоры России, преимущественно Алтайских» и во «Flora altaica». В первом случае классическое местонахождение определено «Hab. in alpestribus montium Altaicorum v. gr. montis Sinaja Sopka» (Обитает в подальпий-

ском поясе Алтайских гор, например, горы Синяя Сопка), во втором — то же, но с расшифровкой — «m. Sinaja Sopka, Narymensibus» (Синяя Сопка, Нарымская). В Сибирском секторе Гербария БИН РАН имеется единственный образец этого вида из гербария К. Ледебура (и он был выделен как тип, видимо, С. Ю. Липшицем) с такой этикеткой: «In summitate m. Sinucha dicti» (Hb. Ledebour, a. 1826). Но это же значит: «На вершине горы Синюха — сказывали (или по-словам)». Кроме того, в Сибирском секторе есть и еще один образец (из гербария К. А. Мейера) с такой этикеткой: «In monte Ssinaja Ssopka prope Kolywan, Altai, N 360, 1826, Hb. Meyer». Но ни К. Ледебур, ни К. А. Мейер, как мы знаем из описания их путешествий, на Синюху близ Колывани не поднимались (а там точно растет *Mertensia pallasii*). Мейер мог бы собрать цветущие образцы этого вида на «Синюхе» именно в Нарымском хребте, но среди очень детальных списков собранного нет ничего похожего, да и в гербарии его ясно написано «близ Колывани». Вообще, гор с названием «Синюха» или «Синяя Сопка» на Алтае немало (у Колывани, далее — в Убинском хребте, где есть и речки Синюха и Синюшонок, в одном из отрогов Ульбинского хребта (самая высокая), в низкой части Нарымского хребта, и, видимо, другие).

Но самое интересное в том, что при описании *Lithospermum pallasii* во «Flora altaica», во-первых, одновременно был подробней описан *L. sibiricum* Lehm., а этот таксон представлял у Х. Лемана новую комбинацию, основанную на *Pulmonaria sibirica,* но со ссылкой в синонимике и на полиноминал И. Гмелина «*Anchusa foliis cordatis etc.*.» и с указанием locus classicus — почти по Гмелину: «in sylvis ad Lenam fluvium» (Lehmann, 1818). Ледебур же, во «Flora altaica» дает при той же синонимике некоторое изменение местонахождения: «In pratis ad Lenam: B. Redowsky» (В лугах по Лене: покойный (Beatus) Редовский). Эти образцы я выделил в нашем гербарии. Но, во-вторых, главное: при описании *Lithospermum pallasii* во «Flora altaica» в числе синонимов упоминается *Pulmonaria bracteata* Willd. Herb. ex Schult. Syst., IV : 747, эта же ссылка повторяется в синонимах *Mertensia pallasii* (Ledeb.) G. Don в монографии Дона, в обработке рода Декандолем-отцом и вплоть до обработки рода М. Г. Поповым во «Флоре СССР».

Что же было описано под этим названием? Короткий диагноз, опубликованный в 1819 г. в переводе таков: «*P (ulmonaria) bracteata*, с укороченными чашечками, листьями очередными голыми, нижними — на черешках, верхними сердцевидно-стеблеобъемлющими, самыми верхними — супротивными (Willdenov Herb. Mss.). Стебель простой, прямостоящий, как и все растение — голый. Листья длиннее междоузлий, вверх направленные. Цветки верхушечные, в пучках, цветоножки оттого с прицветниками в виде мелкого листочка. На горе Синяя Сопка в Сибири. Многолетник. Паллас». Так вот она откуда, Синяя Сопка. П.-С. Паллас с 5 августа (по старому стилю) 1771 г. и, видимо, числа до 8—9 был на Колыванско-Воскресенском заводе и в том числе — близ Синюхи (Синей Сопки). Но середина августа — время для сбора цветущих растений — позднее. Сам Паллас был к тому же нездоров, а Н. Соколов, сопровождавший его, мог сходить на гору, но если бы что-то похожее собрал, это-то Паллас бы отметил. Наиболее вероятно, что растения, описанные позднее как *Pulmonaria bracteata* и от Палласа попавшие в гербарий К. Вильденова, были собраны ранее (возможно, П. И. Шангиным). В гербарии Вильденова в Берлине растений, названных *P. bracteata* (полученных от Палласа), нет. Но в нем есть растения под названием *Pulmonaria sibirica,* полученные от Ф. Штефана, а в Гербарии БИН есть очень интересный образец из гербария Медико-хирургической Академии с печатной этикеткой и подписью рукой Штефана: «Schangin e Sibir. l. n. (Шангин из Сибири с природных мест). Есть и еще ряд образ-

цов Шангина, в том числе из гербария Ледебура: «in summis jugis nivalis m. Altaicae nom. lecta (Schangin)», из присланных Ф. В. Геблером дублетов Барнаульского музея: «Schangin: Altai: comm. Gebler» и др. Вот это и есть, видимо, образцы собственно *Pulmonaria bracteata* (= *Lithospermum pallasii*). В роде *Mertensia* они должны называться так:

Mertensia bracteata (Willd. ex Schult.) R. Kam. comb. nov. (hoc loco) — *Pulmonaria bracteata* Willd. ex Schult. 1819 in Roemer et Schultes, Systema vegetabilium, vol. 4 : 747. — *Lithospermum pallasii* Ledeb. 1829 (V) Icon. pl. Fl. ross., cent. 1 : tab. 23, id. 1829 (XI) Flora altaica, vol. 1 : 176. — *Mertensia pallasii* (Ledeb.) G. Don 1837—1838 A gener. hist., vol. 4 : 319, М. Попов 1953 Фл. СССР, 19 : 244. — *M. sibirica* auct. non (L.) G. Don: Ledeb. 1847 Fl. ross., vol. 3, p. 1 : 133.

Typus: [Алтай] In monte Sinaja Sopka Sibiriae (comm. Pallas in Herb. suppl. Willdenov — an BM?).

Вероятные изотипы в LE (an Herb. Stephan, Herb. Ledebour).

Характерные признаки вида: слабо развитые и обычно мелкие прикорневые (на длинных черешках) листья. Стеблевые листья обычно почти голые (и даже без бугорков), тонкие, со слабо выраженными боковыми жилками. Необособленное соцветие (с нередко входящими в него мелкими листьями). Венчик чаще более (15) 18 мм дл., и до 22 мм, с широким отгибом в 1.5 раза короче трубки. Столбик не выдается из венчика (или едва равен ему).

Вид спорадически распространен в Юго-Западном Алтае (на территории России и Казахстана, возможно, и Китая) и в Тарбагатае (главным образом на северо-западе хребтов).

В 1916 г. по образцам Ф. Мейера из Китая («Zairansk, Западная Монголия») был описан новый вид *Mertensia meyeriana* Macbride. Еще М. Г. Попов предполагал, что «Zairansk» — это Зайсанский пост в Сауре, тем более, что на восточной части Саура и поныне живут монголы, а в начале XX в. ее называли Западной Монголией, а более южные территории — Джунгарией. В Монгольском Алтае, вопреки сведениям О. Д. Никифоровой (2008), пока ни один вид *Mertensia* не собирался. При описании вид сравнивался с *M. davurica* (= *dahurica*) и *M. stylosa* (т. е. с видами ряда или группы М. Г. Попова — *Tuberculatae*). Орешки в этой группе бугорчатые, но вид, собранный Мейером в мае, лишь расцвел, а отличал его автор по листьям (и чашечкам) без характерного для *M. davurica* (и *M. stylosa*) довольно густого опушения, да и листья у них на стебле большей частью сидячие. В Сауре на территории Казахстана тоже преобладают довольно мелкие цветки (венчики от 8 до 12 мм, в одном случае от 12 до 16 мм), с довольно редким, но заметным опушением листьев и жесткими щетинками на зубцах чашечки. Стебли у некоторых экземпляров можно назвать (как и при описании *M. meyeriana*) извилистыми. Столбики обычно выставляются (иногда немного).

В 1953 г. во «Флоре СССР» был описан от имени Н. И. Рубцова новый вид, названный в честь М. Г. Попова, — *Mertensia popovii* Rubtz. Русский диагноз этого вида, возможно составленный с помощью М. Г. Попова, которому точно принадлежит примечание к виду, заметно отличается от латинского диагноза в Addenda. В русском диагнозе в отличие от латинского упоминаются «немного клубневидно утолщенные корневища», высота растений дана в 30—50 см (не 20—30), пластинки прикорневых листьев с округлым (а не почти сердцевидным) основанием, подчеркнуто, что «жилки на листьях проступают слабо, опушения нет, кроме как по краю» (в латинском диагнозе опушение листьев сверху рассеянно мелко-бугорчатое), цветоножки нитевидные... нижние — отклоненные вниз, но до 1 см дл. (в латинском — веточки соцветия, т. е. развилки — 1—2 см!). Венчик в русском диагно-

зе 12—15—20 мм (в латинском — примерно 15), орешки продолговатые (в латинском — яйцевидно-треугольные).

Тип вида обозначен так: «из Тарбагатая, ущелье Ак-Чока, субальпийский луг, 2000 м (Степанова, 20 VI 1948). В латинском диагнозе — ошибочно «in angustiis Ak-Tschora». Коллектор и автор вида и М. Г. Попов — знатоки Средней Азии, пишут ясно: «Тарбагатай». Никифорова (2008) пишет: «только на хребте Саур». Если точно определить «locus classicus», то он такой: южный макросклон Тарбагатая в секторе высочайшего поднятия на всем хребте с горой Тастау (около 3000 м) и перевалом Саясу, верхняя часть ущелья реки Ак-Шокы (принадлежащей к бассейну р. Эмель, до которой Ак-Шокы доходит не постоянно).

Попов в примечании к русскому диагнозу *M. popovii* написал, что это крайне юго-западная раса цикла *M. sibirica,* очень близкая к *M. pallasii,* и «тип нашего вида представляют особи, наиболее отличающиеся от *M. pallasii*». Это правда, но похожие особи есть восточнее, в Сауре (например, в среднем течении р. Джеминей), но по большей части там растут мелкоцветковые растения, часто более мезоморфные по облику. Вид этот, вообще, ничем существенно не отличается от *M. meyeriana* Makbride, и я давно отождествлял в гербарии *M. meyeriana* и *M. popovii.*

Mertensia meyeriana Makbride, 1916 Contr. Gray Herb., nov. ser., 48 : 52; Zhu Geling, H. Riedl, R. Kamelin, 1995, Flora of China, 16 : 376. — *Mertensia popovii* Rubtz. ex M. Pop., 1953, Фл. СССР, 19 : 247 (ross.) et Addenda XVIII (1953):706 (excl. syn. pro parte).

Typus: China, Zairansk [in] Western Mongolia (F. W. Meyer, N 727, 20 V 1911) [GH].

Typus *M. popovii* Rubtz.: Tarbagatai, in angustiis Ak-Tschoka, 2000m (Stepanova, 20 VI 1948, sine num.) [LE].

Характерные признаки вида. Мелкие прикорневые листья на длинных черешках. Стеблевые листья сверху очень коротко шероховато-щетинистые или рассеянно мелко-бугорчатые, по краю — неясно (и не всегда) шероховато-бугорчатые или коротко-щетинистые, тонкие, обычно без заметных боковых жилок. Слабо обособленные, обычно короткие (но удлиняющиеся после цветения) соцветия, в основании иногда с приближенными мелкими листьями. Венчик от (8)10 до 15(16) мм дл., с более узким колокольчатым отгибом (но в целом равным трубке). Столбик выдается из венчика (иногда до 4 мм).

Вид распространен в Тарбагатае (где очень редок) и в Сауре (где встречается от предгорий до субальп несколько выше границы лесов).

Западнее известного нам местонахождения типа *M. popovii* этот вид нигде не собирался. Но именно западнее и, видимо, по-преимуществу на северном макросклоне Тарбагатая, в большом количестве Г. С. Карелиным и И. Кириловым, а также А. Шренком собиралась *M. bracteata* (= *M. pallasii*). Точно можно привязать местонахождение этого вида в Тарбагатае к горам Акшалы и Сандыктас, а возможно, и к другим гранитоидным массивам этого участка Западного Тарбагатая. Недавно *M. bracteata* была собрана и в преимущественно гранитоидном Калбинском хребте (в бассейне р. Урмухайки), и образец этого вида я мог увидеть в Гербарии Южно-Сибирского ботанического сада АГУ (г. Барнаул).

Таким образом, в западной (Алтае-джунгарской) части ареала рода *Mertensia* растут два вида из группы *Sibiricae* — *M. bracteata* и *M. meyeriana,* и два вида, вероятно, производные от пратипа той же группы (но формально относимые к ряду *Utriculosae*) — *M. sinica* и *M. tarbagataica.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ледебур К. Ф., Бунге А. А., Мейер К. А. Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской Киргизской степи. Новосибирск, 1993. 415 с.

Никифорова О. Д. Mertensia Roth. — Мертензия // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 108—112.

Никифорова О. Д. Виды ряда *Sibiricae* рода *Mertensia (Boraginaceae)* // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. Т. 3. С. 111—113.

Попов М. Г. Род Мертензия — *Mertensia* Roth. // Флора СССР. М.; Л., 1953а. Т. 19. С. 238—258.

Попов М. Г. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth. (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов // Бот. матер. Гербария БИН. М.; Л., 1953б. Т. 15. С. 248—266.

Gmelin J. G. Flora sibirica sive Historia plantarum Sibiriae. Petropoli, 1769. T. 4 (ex recensione S. G. Gmelin). 214 p.

Jarvis Ch. Order out of Chaos. Linnaean Plant Names and their Types. London, 2007. 1017 p.

Karamyschev A. Dissertatio de necessitate promouendae Historiae naturalis in Russia. Upsaliae, 1766, sine pag.

Ledebour C. F. Flora altaica. Berlin, 1829. T. 1. 440 p.

Lehmann J. G. Christ. Plantae e familia Asperifoliarum nuciferae. Berolini, 1818. Part 1—2. 430 p.

Zhu Geling, Riedl H., Kamelin R. Boraginaceae // Flora of China. Beijing, St.-Louis, 1995. Vol. 16. P. 329—427 (*Mertensia* Roth.: P. 375—377).

SUMMARY

A new species of the genus *Mertensia* (*Boraginaceae*) is described, and a new combination for one species published.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.275 (470.31)

© Е. В. Чемерис, А. А. Бобров

НАХОДКИ ВИДОВ *RHODOPHYTA* В РЕКАХ ВЕРХНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

E. V. CHEMERIS, A. A. BOBROV. RECORDS OF *RHODOPHYTA* SPECIES IN RIVERS OF THE UPPER VOLGA REGION AND ADJACENT AREAS

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lechem@ibiw.yaroslavl.ru,
lsd@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 14.06.2007
Окончательный вариант получен 30.07.2008

Сообщается о находках 11 видов макроскопических красных водорослей (*Rhodophyta*) в малых и средних реках Верхнего Поволжья и прилегающих территорий. Обсуждаются особенности экологии и распространения обнаруженных видов. Подавляющее большинство багрянок произрастает только в очень чистых и чистых водах, предпочитает низкую температуру и высокое содержание кислорода, индицируя преимущественно олигосапробные условия среды. Впервые для флоры пресных вод России приводятся *Batrachospermum anatinum* и *Lemanea borealis*. Находки остальных видов представляют собой новые указания или новые местонахождения для флор региона и административных областей.

Ключевые слова: *Rhodophyta*, *Audouinella*, *Batrachospermum*, *Lemanea*, *Sirodotia*, малые и средние реки, Верхнее Поволжье.

При изучении растительного покрова ручьев, малых и средних рек Верхнего Поволжья и прилегающих территорий в 2001—2006 гг. в некоторых водотоках были обнаружены виды красных водорослей (*Rhodophyta*). Сведения об этой группе водорослей для данной территории крайне скудны (Виноградова, 1980), несмотря на то что багрянки достаточно обычный компонент водных, прежде всего речных, экосистем (Starmach, 1977; Kumano, 2002). В мировой литературе к настоящему времени накоплен значительный объем новых данных по систематике, распространению и экологии пресноводных красных водорослей. В северном полушарии они активно изучаются в Швеции (Kwandrans et al., 2002), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Чехии (Kučera, Marvan, 2004) и особенно Северной Америке (Sheath, Cole, 1992; Sheath et al., 1992, 1993, 1994a—c; Vis, Sheath, 1992, 1996, 1999; Necchi et al., 1993, 2007; Sheath, Vis, 1995; Vis et al., 1996a, b, 2001; Stewart, Vis, 2007a, и др.), чего нельзя сказать об отечественных исследованиях. Основным источником сведений по этой группе у нас до сих пор остается сводка К. Л. Виноградовой (1980). Из-за слабой изученности очень немного известно о биологических и экологических особенностях отдельных видов (Баринова и др., 2006). По этим причинам кажется небезынтересным представить новые данные о красных водорослях района исследования.

Материал и методика

Сбор материала проводился в 2001—2006 гг. на малых и средних реках Верхнего Поволжья (северо-восток Тверской обл., юго-западная и южная части Вологодской, Ярославская, Костромская области, северные районы Ивановской обл.) и сопредельных территорий (северо-запад и восток Вологодской обл.) в ходе маршрутных исследований. Методика изучения речной растительности подробно описана ранее (Бобров, Чемерис, 2006).

Образцы водорослей фиксировали 4%-м раствором формалина, некоторые гербаризировали (например, виды *Lemanea* Rabenh.). В каждом местонахождении регистрировали скорость течения, глубину воды, тип грунта, измеряли pH, температуру воды, отбирали пробы для изучения оптических и химических свойств воды, отмечали видимые антропогенные и другие нарушения. Гидрохимические анализы выполнены в Аналитическом центре Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (ИБВВ) РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.512040). В некоторых точках проводились наблюдения и сбор материала в течение 2—4 лет.

Коллекции определялись при помощи светового микроскопа Axiostar plus (Carl Zeiss). Всего проанализировано около 60 сборов, в каждом из которых просматривали по несколько экземпляров (для видов *Lemanea* более 10). Для идентификации использовали разные руководства (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Vis, Sheath, 1992, 1996; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007, и др.) и результаты последних таксономических ревизий (см. выше). Образцы водорослей хранятся в Гербарии ИБВВ РАН (IBIW), дублеты переданы в Лабораторию альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Ниже приводится аннотированный список макроскопических красных водорослей рек района исследования. Виды перечислены в алфавитном порядке. Названия таксонов ориентированы на справочник AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2008). После названия вида указываются основная синонимика, местонахождения и характеристика местообитаний в регионе, даются комментарии по экологии, распространению, систематике.

Результаты и обсуждение

Audouinella chalybaea (Roth) Bory, 1823, Dict. Class. Hist. Nat. 3 : 340. — *Chantransia chalybea* (Roth) Fries (1825).

Вологодская обл.: Бабаевский р-н, пос. Нижняя Ножема, р. Ножема, стремнина, на леманеях и фонтиналисе, 08 VIII 2005; там же, окр. д. Янголохта, р. Кьяма, перекат, на водных мхах, 07 VIII 2005; там же, выше д. Щепье, р. Мерёжка, на известковых валунах по краю русла, 05 VII 2006 (рис. 1).

Ранее для области и Верхней Волги вид не указывался.

Растет на перекатах малых рек при скоростях течения 0.3—0.4 м/с, глубинах до 0.3 м, на погруженных растениях и твердых субстратах. Воды в местонахождениях от слегка цве́тных до довольно темных, прозрачные, со слабощелочной реакцией (pH 7.6—7.9), умеренной жесткостью (2.9—4.2 мг-экв/л) и средней минерализацией (240—345 мг/л). Везде вид был представлен в заметном количестве. Экологические особенности близки указанным в литературе (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 2007; Науменко, Назын, 2007).

Вид известен в европейской части бывшего СССР, Средней Азии и Сибири (Виноградова, 1980), Карелии (Комулайнен и др., 2006), Тыве (Науменко, Назын, 2007)

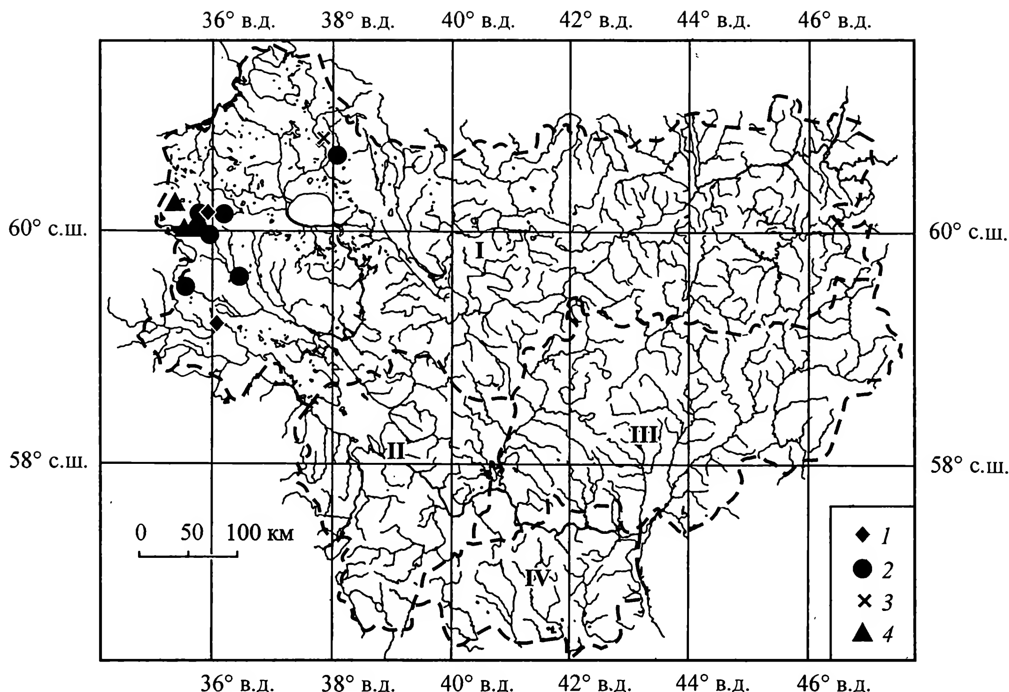


Рис. 1. Распространение *Audouinella chalybaea* (*1*), *A. hermannii* (*2*), *Batrachospermum anatinum* (*3*) и *Sirodotia suecica* (*4*).

Здесь и на рис. 2 и 3 пунктиром показаны границы административных областей: I — Вологодской, II — Ярославской, III — Костромской, IV — Ивановской.

и на Дальнем Востоке (Medvedeva, 2001). Указывается в Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Германии (Starmach, 1977), Польше (Starmach, 1977; Eloranta, Kwandrans, 2007), Бельгии, Австрии, Словакии (Eloranta, Kwandrans, 2007) и Румынии (Guiry, Guiry, 2008). В целом вид широко распространен, почти космополит (Баринова и др., 2006).

A. chalybaea отличается от близкого *A. hermannii* (Roth) Duby цветом куртинок (серовато-буроватые, а не розовые), как правило, отсутствием волосков, более тонкими оболочками клеток и округлыми конечными клетками веточек (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007).

A. hermannii (Roth) Duby in DC. 1830, Bot. Gall. ed. 2 : 972. — *Chantransia hermannii* (Roth) Desv. (1809); *C. violacea* Kütz. (1845); *Audouinella violacea* (Kütz.) Hamel (1924).

Вологодская обл.: Бабаевский р-н, пос. Нижняя Ножема, р. Ножема, стремнина, на леманеях и фонтиналисе, 08 VIII 2005; там же, д. Кябелево, р. Суда, порог, на леманеях, 09 VIII 2005; там же, окр. д. Кобелёво, р. Суда, порог, на леманеях, 10 VII 2002, 13 VII 2003, 08 IX 2004; там же, окр. д. Янголохта, р. Кьяма, перекат, на водных мхах, 07 VIII 2005; там же, окр. д. Новинка, р. Колпь, порог, на известняке, 06 VII 2006; Кадуйский р-н, д. Порог, р. Суда, порог, на леманеях, 06 VII 2006; Вашкинский р-н, окр. д. Трифаново, р. Индоманка, порог, на леманеях, 13 VII 2006 (рис. 1).

Впервые приводится для Вологодской обл. и Верхнего Поволжья в целом.

Обитает в водотоках при различных скоростях течения (0.1—1.2 м/с), предпочитая сильное течение, на небольших глубинах (до 0.5 м), как эпифит на других водных растениях (*Lemanea* spp., *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw., *Hygrohypnum ochraceum* (Turn. ex Wils.) Loeske и др.), затопленных ветках и т. п., в водах со слабощелочной реакцией (pH 7.9—8.7), умеренной жесткостью (2.9—4.2 мг-экв/л) и средней минерализацией (238—345 мг/л). Обилен на порогах, перекатах, стремнинах, преимущественно в светлых водах и на хорошо освещенных участках русел. Вид кальцефильный (Баринова и др., 2006), встречается только на участках рек с выходами карбонатных пород в русле. Сходная экология для *A. hermannii* показана и в других работах (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2007).

Распространен в малых и средних реках северо-западной части района исследования, где довольно обычен (7 местонахождений в 5 реках). Указан в европейской части бывшего СССР и Сибири (Виноградова, 1980), Карелии (Комулайнен и др., 2006), Тыве (Науменко, Назын, 2007), кроме того, Швеции (Starmach, 1977; Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Англии (Starmach, 1977), Польше (Starmach, 1977; Eloranta, Kwandrans, 2007), Австрии (Eloranta, Kwandrans, 2007) и Испании (Guiry, Guiry, 2008). Встречается в южном полушарии. По всей видимости, космополит (Баринова и др., 2006; Guiry, Guiry, 2008).

Batrachospermum anatinum Sirod. 1884, Les Batrachospermes: 249, pl. 32 (fig. 1—7), pl. 33 (fig. 1—4). — *B. ectocarpum* Sirod. (1884).

Вологодская обл., Вытегорский р-н, р. Шимка, у моста автодороги Вытегра—Вологда, стремнина, на валунах, 12 VII 2006 (рис. 1).

Первая находка на территории России.

Обнаружен в маленькой речке с очень светлой, прозрачной и холодной водой (12 °C), на стремнине с течением 0.3—0.5 м/с и около берега, на глубине 5—20 см, на известковых и гранитных валунах. Вода характеризуется слабощелочной реакцией (pH 8.2), мягкостью (1.7 мг-экв/л) и малой минерализацией (146 мг/л). В весьма сходных условиях *B. anatinum* обитает в Северной Америке: в чистых ручьях и небольших реках на течении (~0.6 м/с), в диапазоне температур 9—13 °C, с нейтральными до слабощелочных (pH 7.5—8), маломинерализованными водами (электропроводность 240—280 мкСм/см) (Vis et al., 1996b). Местонахождения в Финляндии и Португалии отличаются более кислыми и цвéтными водами (Eloranta, Kwandrans, 1996a; Vis et al., 1996b).

Вид указан на Украине (Виноградова, 1980) и в Латвии (Виноградова, 1980; Vis et al., 1996b). Известны местонахождения в Швеции (Vis et al., 1996b; Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Польше, Австрии (Eloranta, Kwandrans, 2007), Португалии, Франции, Бельгии, Северной Америке (Vis et al., 1996b). Указан в южном полушарии (Guiry, Guiry, 2008).

B. anatinum отличается от близкого *B. gelatinosum* (L.) DC. резко суживающимися веточками последующих порядков и формированием гонимобластов по краю и за пределами мутовок (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Vis et al., 1996b; Eloranta, Kwandrans, 2007).

В одной из последних публикаций S. A. Stewart и M. L. Vis (2007b) предложили перевести *B. anatinum* в форму *B. confusum* (Bory) Hassall f. *anatinum* (Sirod.) S. A. Stewart et Vis, что пока небесспорно.

B. atrum (Huds.) Harv. 1841, A Manual Brit. Algae: 120.

Вологодская обл., Бабаевский р-н, пос. Нижняя Ножема, р. Ножема, перекат, гранитные валуны, 08 VIII 2005 (рис. 2).

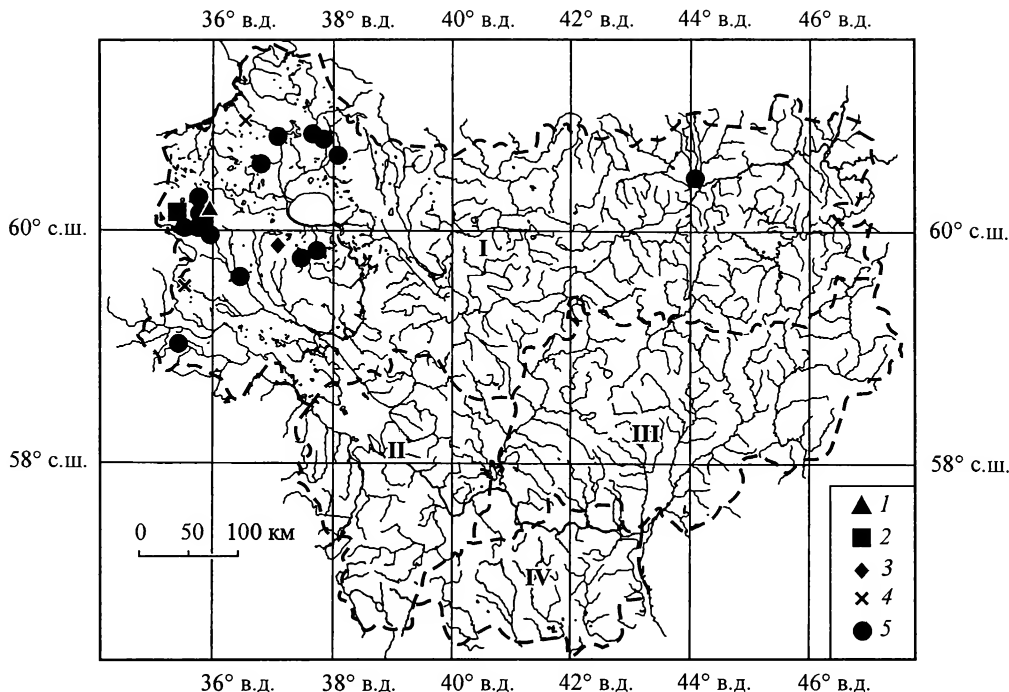


Рис. 2. Распространение *Batrachospermum atrum* (*1*), *B. keratophytum* (*2*), *Lemanea borealis* (*3*), *L. fluviatilis* (*4*) и *L. rigida* (*5*).

Новый для области и региона вид.

Растет на перекате и по прибрежным мелководным участкам, в слегка цвéтной, прозрачной, прохладной воде (16 °С), на слабом течении (0.1—0.3 м/с), на небольшой глубине (до 0.3 м), на крупных гранитных валунах. Вода характеризуется слабощелочной реакцией (рН 7.9), достаточно низкой жесткостью (2.9 мг-экв/л) и малой минерализацией (240 мг/л). Местообитание затенено прибрежной древесно-кустарниковой растительностью. Похожие условия обитания для *B. atrum* отмечают и другие исследователи (Виноградова, 1980; Sheath et al., 1993; Eloranta, Kwandrans, 2002) — ручьи, реки часто с богатым родниковым питанием и слабощелочными водами (рН > 8).

В регионе вид встречается весьма спорадически, как и в других местах. Так, в северном полушарии наибольшее число местонахождений известно в Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), 3 — в Финляндии, по одному — в Польше (Eloranta, Kwandrans, 2002, 2007), очень редок в Испании, Румынии (Guiry, Guiry, 2008) и Австрии (Eloranta, Kwandrans, 2007). В Северной Америке известно только 2 находки (Sheath at al., 1993). Редкость может объясняться малыми размерами растений и сложностью их обнаружения в природе (Sheath et al., 1993), а также, по нашему мнению, весьма специфическими условиями обитания вида — чистые проточные родниковые воды, т. е. редкие и мало посещаемые исследователями экотопы. Вид отмечен и в южном полушарии (Guiry, Guiry, 2008).

B. atrum выделяется среди других видов рода недоразвитыми мутовками (Starmach, 1977; Виноградова, 1980; Sheath et al., 1993), но может быть спутан с видами *Sirodotia* Kylin, от которых отличается, как правило, хорошо видными, многочисленными, симметричными карпогонами с кеглевидными трихогинами.

B. gelatinosum (L.) DC. 1801, Bul. Soc. Philomath. Paris, 3 : 21. — *B. moniliforme* Roth (1807).

Вологодская обл.: Бабаевский р-н, ниже оз. Нажмозеро, р. Ножема, перекат, на валунах, 08 VII 2006; там же, пос. Нижняя Ножема, р. Ножема, перекат, галька, 08 VIII 2005; там же, р. Пяжелка, по дороге между д. Колошма и д. Пяжелка, стремнина, на силикатных валунах, 12 VII 2003, 08 IX 2004; там же, окр. д. Пяжелка, р. Пяжелка, порог, на силикатных валунах, 10 IX 2004; там же, выше д. Кийно, р. Колошма, порог, по краю русла, на гальке, 11 VII 2002; там же, окр. д. Верхний Конец, р. Курба, по краю русла, на известковых плитах, 07 VII 2006; там же, д. Кябелево, р. Суда, по краю русла, известковые плиты, 09 VIII 2005; там же, д. Санинская, р. Колпца, стремнина, камни, 07 VII 2006; там же, д. Бардинское, р. Вешарка, перекат, известковые глыбы, 06 VII 2006; Белозёрский р-н, д. Большие Новишки, р. Чермжа, перекат, камни, 5 VIII 2005; Устюженский р-н, у моста по дороге на с. Яковлевское, р. Кобожа, по краю русла, на камнях, 17 VII 2001; Вытегорский р-н, ниже д. Прокшино, р. Кема, перекат под мостом, галька, 12 VII 2006; Бабушкинский р-н, окр. пос. Зайчики, р. Большая Пеженга, перекат, гранитные валуны, 12 VII 2005; Никольский р-н, выше пос. Борок, р. Нюненга, на повороте русла у берега, галька, затопленная древесина, 10 VII 2005; Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Лацкое, р. Латка, на слабом течении, на камнях, 05 V 2004; Костромская обл., Островский р-н, окр. бывшей д. Мелехово, р. Сендега, быстрый перекат, камни, 11 VIII 2002; там же, ус. Щелыково, р. Куекша, ниже «Голубого ключика», перекат, на гальке, 04 VIII 2001. *Бассейн Сухоны*. Вологодская обл., Тарногский р-н, в 5 км к северо-востоку от д. Сергиевская, р. Саланга, по краю русла, камни, галька, 15 VII 2006 (рис. 3).

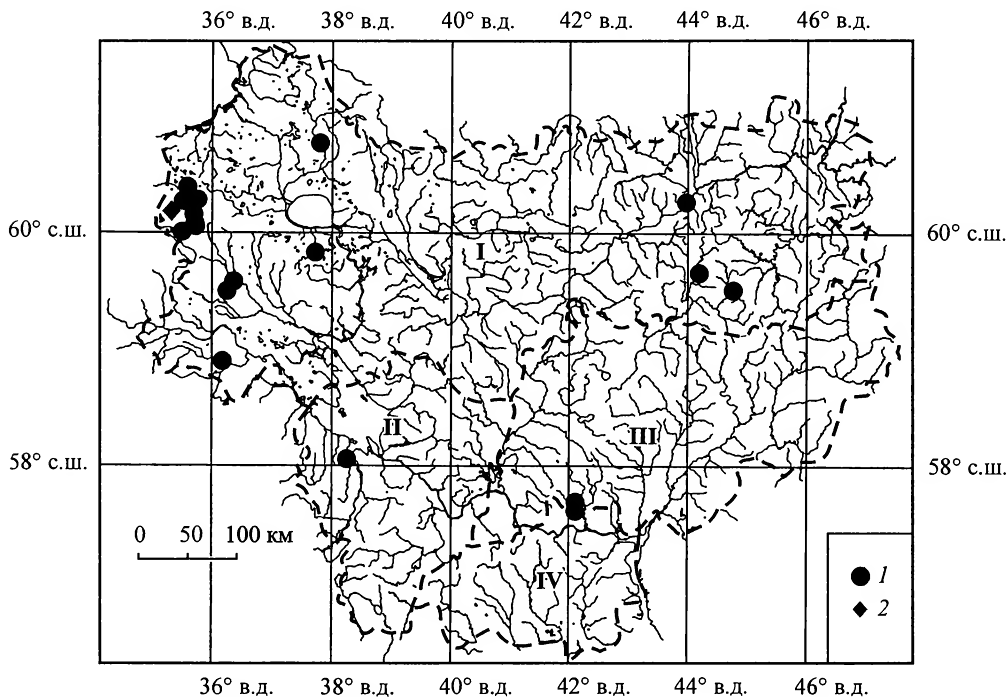


Рис. 3. Распространение *Batrachospermum gelatinosum* (*1*) и *B. turfosum* (*2*).

Новые местонахождения — для указанных областей, Верхнего Поволжья и бассейна Сухоны.

Вид (рис. 4) встречается в малых и средних реках, обычно при слабом течении (0.1—0.4 м/с), иногда поселяется на перекатах с бóльшим течением (0.6—0.8 м/с), на глубинах до 1 м, к субстратам не специфичен — растет на камнях, затопленной древесине, погруженных стеблях растений и т. д. Обитает главным образом в более или менее светлых, прозрачных, прохладных (9—20 °С), слабокислых до слабощелочных (pH 6.5—8.1), умеренно жестких (2.9—5.6 мг-экв/л) и среднеминерализованных (241—471 мг/л) водах, часто в местах активного подтока ключей. В отдельных случаях *B. gelatinosum* способен произрастать в более цвéтных и кислых (pH 5.4), мягких (0.4—1.2 мг-экв/л) и маломинерализованных (28—63 мг/л) водах, например, в р. Пяжелка. Местообитания вида, как правило, сильно затенены долинной растительностью, нависающими отвесными берегами, мостами и т. д. Экологическая пластичность этой водоросли показана и другими авторами (Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2007; Vis et al., 1996a).

Распространен по всей территории исследования, отмечен в 18 точках на 16 водотоках, принадлежащих, кроме одного, Верхневолжскому бассейну. Наиболее обычный вид пресноводных багрянок как в изученных ручьях и реках, так и в других регионах России (Виноградова, 1980; Medvedeva, 2001; Комулайнен и др., 2006; Науменко, Назын, 2007) и мира (Виноградова, 1980; Vis et al., 1996a; Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007; Kwandrans et al., 2002; Guiry, Guiry, 2008). Космополит.

B. gelatinosum внесен в «Красную книгу Вологодской области» (2004) как уязвимый (статус 2), что в свете приведенных данных нуждается в исправлении. Более того, судя по описанию и экологии, под этим названием, по-видимому, указан другой вид — *B. keratophytum* Bory.



Рис. 4. *Batrachospermum gelatinosum* (р. Кема, Вологодская обл., Вытегорский р-н, ниже д. Прокшино).

B. keratophytum Bory, 1808, Ann. Mus. d'Hist. Natur. 12 : 328, pl. 31 (fig. 2). — *B. vagum* (Roth) C. Agardh var. *keratophytum* (Bory) Sirod. (1884).

Вологодская обл., Бабаевский р-н, д. Колошма, р. Колошма, по краю русла, в более или менее спокойной воде, на камнях, древесине, стеблях водных растений, 10 VII 2002, 12 VII 2003, 08 IX 2004, 07 VII 2006 (рис. 2).

Новая находка в области и регионе.

Вид (рис. 5) обнаружен в почти стоячей воде и на слабом течении (0.1—0.2 м/с), на глубинах 0.1—0.4 м, на разнообразных субстратах естественного (камни, древесина, стебли водных растений) и искусственного (металл, резина, пластик) происхождения. Предпочитает экотопы со слабым водообменом (затоны, заводи, заросли водных растений), где обнаруживаются более крупные экземпляры. Вода реки отличается высокой цветностью (до 350—400 град), слабокислой средой (pH 5.5—6), мягкостью (0.3—1 мг-экв/л) и низкой минерализацией (29—75 мг/л). Растет *B. keratophytum* на отрытых, хорошо освещенных участках. В местонахождении встречается вместе с *B. turfosum* Bory.

Имеющиеся у нас материалы по этому виду (Вологодская обл. (Сокольский р-н, Алексеевское болото, обводнённая мелиоративная канава, Д. Филиппов, 21 VIII 2006), Владимирская обл. (Клязьминско-Лухский заказник, оз. Светленькое, Е. Гусев, 21 VIII 2005), Чувашия (Сурский заповедник, пойма р. Сура, озерко в торфянике, Е. Варгот, 01 VIII 2005)) свидетельствуют, что он характерен и для темноцвéтных, кислых, болотных водоемов. Сходные условия обитания (реки и озера с темными и кислыми водами) показаны и другими исследователями (Sheath et al., 1994c; Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2007). Они же отмечают, что *B. keratophytum* наряду с близким *B. turfosum* не ограничены в своем распространении проточными водами

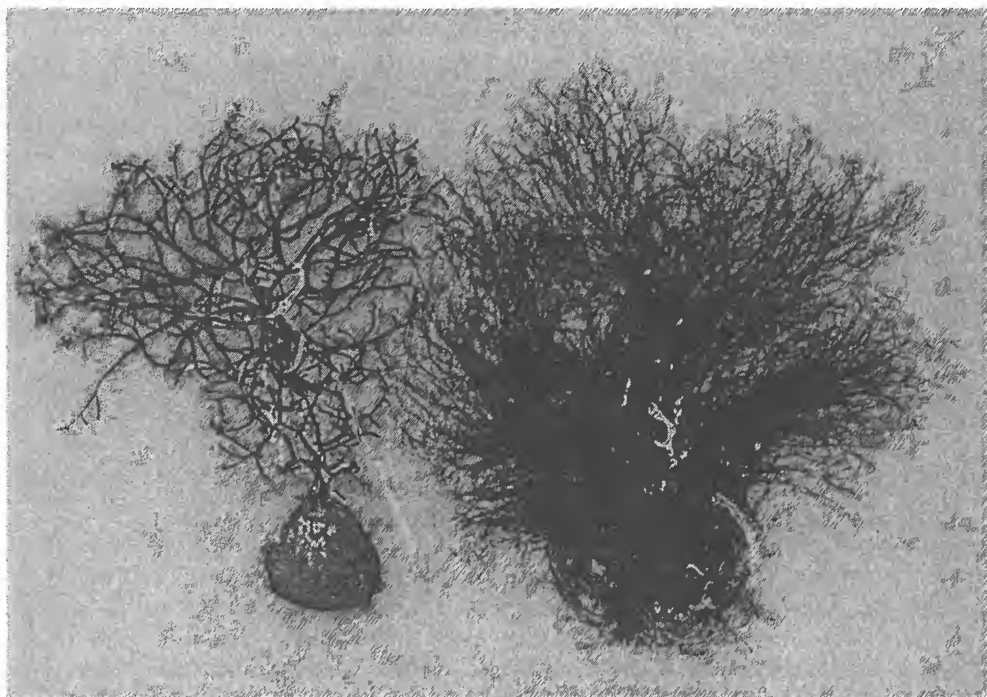


Рис. 5. *Batrachospermum keratophytum* и *B. turfosum* (р. Колошма, Вологодская обл., Бабаевский р-н, д. Колошма).

(водотоками), как большинство пресноводных багрянок, а широко представлены и в водоемах (например, лесные и болотные озера). Главный лимитирующий фактор для них — специфические гидрохимические условия.

На исследованной территории и в России в целом *B. keratophytum* встречается, видимо, достаточно широко. Например, в Северной Америке это третий наиболее обычный вид багрянок после *B. gelatinosum* и *Audouinella hermannii*, распространенный почти повсеместно (Sheath et al., 1994c). Растение известно из многих точек в Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007) и Финляндии, 3 местонахождения приведены для Карелии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), как редкий указан в Австрии (Eloranta, Kwandrans, 2007). Встречается в южном полушарии, космополит (Guiry, Guiry, 2008).

B. turfosum Bory, 1808, Ann. Mus. d'Hist. Natur. 12 : 327. — *B. vagum* (Roth) C. Agardh (1812).

Вологодская обл., Бабаевский р-н, д. Колошма, р. Колошма, в центральной части русла, на течении, на камнях, древесине, стеблях водных растений, 10 VII 2002, 12 VII 2003, 08 IX 2004, 07 VII 2006 (рис. 3).

По-видимому, это новое указание вида в области и регионе.

B. turfosum (рис. 5) найден вместе с *B. keratophytum*, однако, он доминирует в центральной, наиболее про́точной части русла, также на перекатах и в протоках, при скоростях течения 0.2—0.5 м/с. В целом экологические предпочтения этих видов весьма близки (темные, кислые воды), что отмечается и другими авторами (Sheath et al., 1994; Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2007).

Вид приведен в европейской и азиатской частях бывшего СССР, на Камчатке (Виноградова, 1980), но его трактовали в широком смысле, включая *B. keratophytum*, и, скорее всего, на указанной территории более обычен последний. Судя по всему, *B. turfosum* также весьма распространенный, космополитный вид (Sheath et al., 1994c; Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007; Kwandrans et al., 2002; Guiry, Guiry, 2008), но везде встречается несколько реже *B. keratophytum*.

В работах прошлых лет (Starmach, 1977; Виноградова, 1980) оба вида рассматривались как один *B. vagum* (лишь с упоминанием var. *keratophytum*), так как они имеют много сходных морфологических особенностей (многочисленные, длинные вторичные веточки, недоразвитые гонимобласты, близкие форма и размер карпогона и др.). Однако позднее были показаны и различия: для *B. turfosum* характерны отсутствие сперматангиев на концах мутовочных веточек и наличие моноспорангиев, центральная ось без коры из ризоидных нитей; для *B. keratophytum* — наоборот, присутствие сперматангиев и отсутствие моноспорангиев, центральная ось с хорошо развитой корой (Sheath et al., 1994c; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007). Внешне виды также хорошо различаются: *B. turfosum* имеет более тонкие, сильно разветвленные, зеленого или желтовато-зеленого цвета талломы; *B. keratophytum* — относительно крепкие и толстые, слабо разветвлённые и интенсивно изумрудно-зеленые талломы (рис. 5).

Lemanea borealis G. F. Atk. 1904, Torreya, 4 (2) : 26.

Вологодская обл., Белозёрский р-н, р. Визьма, верховье, по дороге от д. Лаврово к д. Визьма, перекат, на гранитных валунах, 14 VII 2003 (рис. 2).

Вид впервые приводится для России.

Растение найдено почти в самом верховье реки, на небольшом перекате, при скорости течения 0.4—0.7 м/с, на незначительной глубине (до 0.3 м), на гранитных валунах. Вода на этом участке цве́тная, мягкая (1.9 мг-экв/л), с малой минерализацией 159 мг/л. Местонахождение более или менее открытое и хорошо освещено.

Вид распространен в сходных малых водотоках Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 2002, 2007) и Северной Америки (Vis, Sheath, 1992).

L. borealis отличается от близкого *L. rigida* (Sirod.) De Toni меньшими размерами (длина 1—3(4) см, ширина до 350 мкм), постепенно суживающимися к основанию талломами без оформленной ножки и более темным цветом куртинок (зеленые, темно-зеленые) (Vis, Sheath, 1992; Eloranta, Kwandrans, 2002, 2007; ориг. данные).

L. fluviatilis (L.) C. Agardh, 1811, Dispos. Alg. Suec.: 25.

Вологодская обл., Бабаевский р-н, окр. д. Новинка, р. Колпь, на пороге, гранитные валуны, известковые плиты, 06 VII 2006. *Бассейн Онеги.* Вологодская обл., Вытегорский р-н, выше д. Сперово, р. Тагажма, пороги, на гранитах и известняках, 10 VII 2006 (рис. 2).

Первые указания для области и региона.

Вид (рис. 6) отмечен на порожистых участках рек, при скоростях течения 0.5—2 м/с, на глубинах 0.1—0.4 м, преимущественно на гранитных валунах, в меньшем количестве — на известняках. Воды в местонахождениях достаточно светлые, прозрачные, чистые, слабощелочные (pH 8.1—8.8), мягкие (1.5—2.2 мг-экв/л) и маломинерализованные (132—175 мг/л). Русла рек открытые или слабо затенены. В целом экологические особенности *L. fluviatilis* в исследованных реках близки к указанным в литературе (Vis, Sheath, 1992; Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2007; Kučera, Marvan, 2004). Однако в наших условиях вид отмечен в водах с чуть более высокими значениями pH, жесткости и минерализации.

На территории бывшего СССР *L. fluviatilis* указан во многих регионах и отмечен как наиболее часто встречающийся (Виноградова, 1980), нередок в Карелии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2007; Комулайнен и др., 2006). Вид широко распростра-

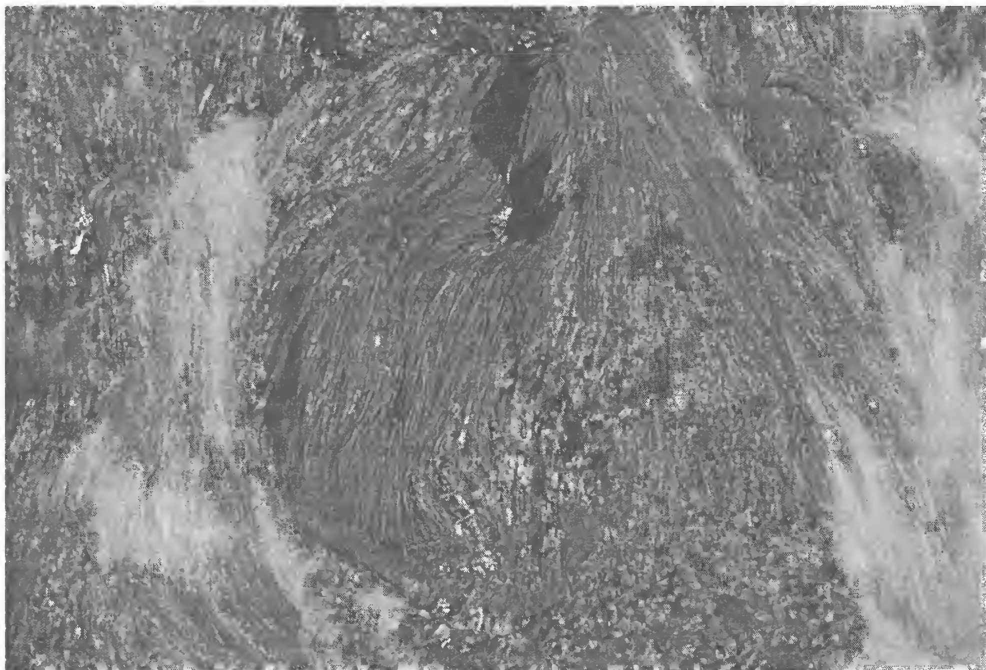


Рис. 6. *Lemanea fluviatilis* (р. Колпь, Вологодская обл., Бабаевский р-н, окр. д. Новинка).

нен в Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Польше, Австрии (Eloranta, Kwandrans, 2007), Чехии (Kučera, Marvan, 2004), Испании и Румынии (Guiry, Guiry, 2008), Европе в целом (Starmach, 1977), Северной Америке (Vis, Sheath, 1992). Отметим, что для исследованного региона более обычным оказался *L. rigida*.

L. fluviatilis отличается от похожего *L. rigida* меньшим числом антеридиальных папилл (3—4) и тем, что его образцы при высушивании чернеют (Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007).

L. rigida (Sirod.) De Toni, 1897, Sylloge Algarum, 4 : 42.

Вологодская обл.: Бабаевский р-н, д. Заречье, р. Ножема, перекат, на гранитных валунах, 11 VII 2002, 09 IX 2004; там же, пос. Нижняя Ножема, р. Ножема, стремнина, на валунах, 08 VIII 2005; там же, окр. д. Кийно, р. Ножема, порог, гранитные валуны, известковые плиты, 10 VII 2002, 12 VII 2003; там же, выше д. Кийно, р. Колошма, перекат, на гранитных валунах, 11 VII 2002, 12 VII 2003; там же, д. Кябелево, р. Суда, порог, гранитные и известковые валуны, 09 VIII 2005; там же, окр. д. Кобелёво, р. Суда, порог, на известковых валунах, 10 VII 2002, 13 VII 2003, 08 IX 2004; Кадуйский р-н, д. Порог, р. Суда, порог, известковые плиты и гранитные валуны, 06 VII 2006; Чагодощенский р-н, д. Кобожа, р. Кобожа, перекат, на гранитных валунах, 09 VII 2003; Белозёрский р-н, д. Палкино, р. Чермжа, перекат, на гранитных валунах, 05 VIII 2005; там же, д. Большие Новишки, р. Чермжа, по краю русла, на валуне, 05 VIII 2005; Вытегорский р-н, д. Семёновская, р. Тумба, на перекатах и порогах, на гранитных валунах, 10 VII 2006; там же, у моста шоссе выше с. Александровское, р. Ковжа, перекат, на гранитных валунах, 11 VII 2006; там же, выше пос. Мирный, р. Кема, порог, гранитные валуны, 11 VII 2006; там же, ниже д. Прокшино, р. Кема, перекат, гранитные валуны, 12 VII 2006; Вашкинский р-н, окр. д. Трифаново, р. Индоманка, порог, на гранитных валунах, 13 VII 2006. *Бассейн Сухоны*. Вологодская обл., Нюксенский р-н, выше д. Наквасино, р. Уфтюга, перекат, гранитные валуны, 16 VII 2006 (рис. 2).

Вид в области и регионе ранее известен не был.

L. rigida обитает на перекатах, стремнинах, порогах малых и средних рек, обычно при высоких скоростях течения (0.3—1.5(2) м/с), на небольших глубинах (до 0.5 м), занимает гранитные субстраты, реже обрастает известняки. Предпочитает светлые, чистые, прозрачные, нейтральные до слабощелочных (pH 7.2—8.7), умеренно жесткие (2.8—4.6 мг-экв/л), среднеминерализованные (238—368 мг/л) воды. Однако отмечен и в чуть более кислой (pH 6.8), мягкой (1.3 мг-экв/л) и маломинерализованной (106 мг/л) воде. Это может свидетельствовать о некоторой толерантности вида к химическому составу воды. Произрастает *L. rigida* на хорошо освещенных, открытых участках, где часто развивается в большом количестве. Условия обитания вида в исследованных водотоках и в других местах (Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2007) очень схожи.

Вид отмечен в 15 точках на 9 реках северо-западной части Верхневолжского бассейна, где довольно обычен, а местами и обилен; найден также в 1 реке в бассейне р. Сухона. В ряде мест он наблюдался в течении 2—4 лет, его популяции были в неизменно хорошем состоянии. Вид указан в европейской части бывшего СССР (Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007), в Швеции (Kwandrans et al., 2002; Eloranta, Kwandrans, 2007), Финляндии (Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007), Франции, Бельгии (Eloranta, Kwandrans, 2007) и Северной Америке (Starmach, 1977). Однако, по современным представлениям (Vis, Sheath, 1992), в Северной Америке распространен не *L. rigida*, а близкий *L. borealis*.

L. rigida отличается от *L. borealis* крупными размерами (длина 5—20(30) см, ширина более 350 мкм), резко суживающимися к основанию талломами с оформленной ножкой и более светлыми куртинками (оливковые, желто-зеленые) (Vis, Sheath, 1992; Eloranta, Kwandrans, 2002; ориг. данные). От *L. fluviatilis* — бо́льшим числом антеридиальных папилл (3—7), характерным ветвлением от основания таллома, также более светлой окраской, которая сохраняется при высыхании (растения не чернеют) (Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996b, 2007).

В нашем материале признаки, используемые для разделения *L. fluviatilis* и *L. rigida*, частично перекрываются. Однако здесь мы оставляем трактовку этих видов согласно существующим руководствам.

Sirodotia suecica Kylin, 1912, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Ups. Ser. 4, 3 : 38, fig. 16a—f. — *S. fennica* Skuja (1931), *S. tenuissima* (Collins) Skuja ex Flint (1948).

Вологодская обл.: Бабаевский р-н, окр. оз. Лапозеро, р. Колошма и протока из озера, в месте слияния, на течении, на камешках, крупном песке, стеблях кубышки, ветках, 08 VII 2006; там же, окр. д. Верхний Конец, р. Курба, перекат, на известковых плитах и валунах, 07 VII 2006 (рис. 1).

Новый вид для флоры области и региона.

Встречается в небольших водотоках, при различных скоростях течения (0.1—0.5 м/с в окр. оз. Лапозеро, 0.6—1 м/с на р. Курба), на небольших глубинах (0.05—0.3 м), на различных твердых субстратах (камни, крупный песок, подводные части растений, древесина). Воды в местонахождениях темные (до 300—350 град), слабокислые (pH 5.5—6.5), очень мягкие (0.1—0.7 мг-экв/л) и маломинерализованные (10—50 мг/л). Растения были найдены как на открытых, так и на затененных участках.

В сходных экологических условиях *S. suecica* (в современном понимании) приведен на территории России в Карелии (Виноградова, 1980; Eloranta, Kwandrans, 1996a, 2002, 2007; Комулайнен и др., 2006) и на Дальнем Востоке (Медведева, 1987; Medvedeva, 2001). Вид также распространен в Северной Европе — Швеции, Финляндии и Шотландии (Starmach, 1977; Eloranta, Kwandrans, 1996a, b, 2002, 2007; Kwandrans et al., 2002), известны местонахождения в Японии (Kumano, 1982) и Северной Америке (Sheath, Cole, 1992; Necchi et al., 1993). Указан он и в южном полушарии (Guiry, Guiry, 2008).

Хочется отметить, что несмотря на показанное сходство *S. suecica* и *S. tenuissima* по молекулярным данным и их объединение в один таксон *S. suecica* (Vis, Sheath, 1999), некоторые авторы (Eloranta, Kwandrans, 2002, 2007) сомневаются в справедливости такого решения, основываясь на заметных морфологических различиях этих водорослей, и рассматривают их как отдельные виды до получения более убедительных данных.

Таким образом, пресноводные макроскопические красные водоросли были отмечены на 34 станциях на 23 малых и средних реках Верхнего Поволжья из исследованных здесь 215 водотоков. 2 местонахождения пока зафиксированы в бассейне р. Сухона (реки Саланга и Уфтюга) и 1 — в бассейне Онежского озера (р. Тагажма). Всего выявлено 11 видов из 4 родов (*Audouinella* Bory, *Batrachospermum* Roth, *Lemanea*, *Sirodotia*) и 3 семейств (*Acrochaetiaceae* Fritsch ex Taylor, *Batrachospermaceae* Rabenh., *Lemaneaceae* Rabenh.). Наиболее обычными видами оказались *Batrachospermum gelatinosum* (18 точек, 16 рек), *Lemanea rigida* (16 точек, 10 рек) и *Audouinella hermannii* (7 точек, 5 рек). Редко встречаются *A. chalybaea* (3 станции), *L. fluviatilis* и *Sirodotia suecica* (по 2). Находки остальных видов единичны. Больше всего видов обитает в реках Колошма, Ножема (по 5 видов) и Суда (3), что

объясняется наличием и разнообразием подходящих для этой группы растений экологических условий: степени проточности (от спокойных до порожистых участков), субстратов (граниты, известняки, силикаты, древесина и т. п.), оптических свойств и химического состава вод (от очень цвётных, кислых и маломинерализованных до довольно светлых, нейтральных, умеренно жестких и среднеминерализованных вод), освещенности (от затененных до полностью открытых участков). По 2 вида обнаружено в реках Курба, Кьяма, Чермжа, Колпь, Кобожа, Кема и Индоманка. В остальных реках пока найдено только по 1 виду. Сходная тенденция встречаемости наблюдается и по отдельным станциям. Так, 5 видов багрянок отмечено на р. Ножема в окр. пос. Нижняя Ножема, 3 — на р. Суда в д. Кябелево, по 2 вида встречается на 10 участках (в основном на реках Колошма, Курба, Суда, Кьяма, Чермжа, Колпь, Кема и Индоманка), по 1 — на остальных 25 станциях. Наиболее обычные сочетания видов — *Audouinella hermannii* и *Lemanea rigida*, а также *Batrachospermum gelatinosum* и *Lemanea rigida* (по 5 станций).

Заключение

В Верхнем Поволжье и на сопредельных территориях макроскопические багрянки распространены неравномерно (рис. 1—3). Спорадически по всему региону встречается только *Batrachospermum gelatinosum*. Находки остальных видов сосредоточены в северо-западной его части, в особенности на Вепсовской возвышенности и прилегающих территориях (Вологодская обл.). Здесь обнаружены почти все перечисленные виды и во многих реках отмечены хорошо развитые их сообщества. Реки или их участки, в которых были обнаружены багрянки, в целом отличаются чистыми, прохладными водами, богатым родниковым питанием, сильным течением, небольшой глубиной, плотными грунтами (валуны, галька), наличием выходов коренных пород в руслах (чаще в виде известняков и доломитов). Почти все они протекают по достаточно малонаселенной или оставленной людьми местности с очень низкой хозяйственной нагрузкой. Некоторые реки (относительно многоводные) использовались для проводившегося до 1980-х годов молевого сплава леса. Регулярно встречающиеся остатки мельничных плотин свидетельствуют о более интенсивном использовании водных ресурсов этих рек в недалеком прошлом. В настоящее время можно отметить только более или менее активный лов рыбы местным населением и приезжими. В местах, где реки протекают в границах населённых пунктов, картина несколько меняется, так как появляются купальни, бани, места для стирки белья и водопоя скота. Красные водоросли на таких участках отсутствуют или представлены угнетенными разреженными куртинками, единичными растениями. Поскольку реки успешно справляются с такими локальными воздействиями, уже на расстоянии 1—2 км от поселений ниже или выше по течению можно обнаружить красные водоросли в хорошем состоянии и заметном количестве.

В Верхнем Поволжье и прилегающих регионах представители родов *Lemanea* и *Audouinella* — ярко выраженные рео- и фотофилы. Местообитания леманей — это быстрые перекаты и пороги с сильным и очень сильным течением (до 1.5—2 м/с), с глубинами как правило до 0.3 м. В подобных условиях, обычно как эпифиты на леманеях и водных мхах, растут *Audouinella chalybaea* и *A. hermannii*. Все виды *Lemanea* и *Audouinella* встречаются на открытых и хорошо освещенных участках речных русел, чаще в светлых, прозрачных водах (цветность 30—60 град). Виды *Batrachospermum* и *Sirodotia suecica* занимают прибрежные мелководья на поворотах

и в расширениях русел, со слабым и умеренным течением (до 0.5 м/с), с глубинами до 0.5 м, реже больше. Однако *B. gelatinosum* и *S. suecica* способны расти и на быстрых перекатах. В реках региона представители *Batrachospermum* и *Sirodotia* обычно произрастают в условиях недостатка света: в затененных прибрежной растительностью, нависающими берегами, мостами участках русел или в очень цвéтных водах. Для светлых вод (цветность 40—80 град) характерны *B. anatinum*, *B. atrum*, *B. gelatinosum*, для цвéтных (до 300—400 град) — *B. keratophytum*, *B. turfosum* и *Sirodotia suecica*.

Грунты в местообитаниях этих видов представлены, как правило, разного рода крупными каменистыми фракциями, иногда известковыми плитами и известьсодержащими валунами. Некоторые багрянки избирательны по отношению к субстрату. Так, представители *Lemanea* никогда не селятся на стекле, что затрудняет их исследование стандартным методом изучения обрастаний на стеклах (Hynes, 1960). Вероятно, леманеи не способны поселяться и на других искусственно привнесенных субстратах — по нашим наблюдениям, они не обрастают ни затонувшую древесину, ни металлические предметы, ни резину, ни пластик. Для *Audouinella* и *Batrachospermum* такой специфичности не просматривается, так как оторвавшиеся фрагменты их слоевищ могут продолжать рост на самых разных предметах и материалах.

Прослеживается и некоторая избирательность видов к гидрохимическим показателям. Например, в слабокислых, мягких и маломинерализованных водах отмечены *Batrachospermum keratophytum*, *B. turfosum*, *Lemanea borealis*, *Sirodotia suecica*; к нейтральным и слабощелочным, умеренно жестким и среднеминерализованным водам тяготеют *Audouinella chalybaea*, *A. hermannii*, *Batrachospermum anatinum*, *B. atrum*, *B. gelatinosum*, *Lemanea fluviatilis*, *L. rigida*.

По сапробиологическим свойствам указанные виды багрянок в исследованных реках характеризуют преимущественно олигосапробные условия, но могут встречаться и в β-мезосапробных водах, что соответствует имеющимся литературным сведениям (Hynes, 1960; Fjerdingstad, 1964, 1965; Баринова и др., 2006). В целом же они хорошие индикаторы очень чистых и чистых вод. Их присутствие в реках, а тем более наличие их сообществ свидетельствует о благополучном состоянии речных экосистем.

Благодарности

Авторы признательны P. Eloranta (University of Helsinki, Finland) и M. L. Vis (Ohio University, Athens, USA) за присланные оттиски статей, В. И. Лазаревой (ИБВВ РАН) за консультации по гидрохимии. Отдельная благодарность рецензентам журнала за высказанные замечания и пожелания.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-49524, 04-04-49814) и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.

Бобров А. А., Чемерис Е. В. Изучение растительного покрова ручьев и рек: методика, приемы, сложности // Матер. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидроботаника 2005» (пос. Борок, 11—16 октября 2005 г.). Рыбинск, 2006. С. 181—203.

Виноградова К. Л. Красные водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1980. Вып. 13. С. 153—231.

Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск, 2006. 78 с.

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / Отв. ред. Г. Ю. Конечная, Т. А. Суслова. Вологда, 2004. 59 с.

Медведева Л. А. О находке *Sirodotia suecica* Kylin в Сихотэ-Алинском заповеднике // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 58—60.

Науменко Ю. В., Назын Ч. Д. Пресноводные красные водоросли Республики Тыва // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 3. С. 429—434.

Eloranta P., Kwandrans J. Distribution and ecology of freshwater red algae (*Rhodophyta*) in some central Finnish rivers // Nord. J. Bot. 1996a. Vol. 16. N 1. P. 107—117.

Eloranta P., Kwandrans J. Freshwater *Rhodophyta*. Identification key for common taxa. Particularly taxa found in Finland. University of Helsinki, 1996b. 44 p.

Eloranta P., Kwandrans J. Notes on some interesting freshwater *Rhodophyta* from Finland // Algological Studies. 2002. Vol. 105. P. 95—109.

Eloranta P., Kwandrans J. Freshwater red algae, *Rhodophyta*. Identification guide to European taxa, particularly to those found in Finland // Norrlinia. 2007. Vol. 15. P. 1—103.

Fjerdingstad E. Pollution of streams estimated by benthal phytomicro-organisms. I. A system based on communities of organisms and ecological factors // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1964. Bd 49. Hf 1. S. 63—131.

Fjerdingstad E. Taxonomy and saprobic valency of benthic phytomicro-organisms // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1965. Bd 50. Hf 4. S. 475—604.

Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase ver. 4.2: World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway, 2008. http://www.algaebase.org.

Hynes H. B. N. The biology of polluted waters. Liverpool, 1960. 202 p.

Kučera P., Marvan P. Taxonomy and distribution of *Lemanea* and *Paralemanea* (*Lemaneaceae*, *Rhodophyta*) in the Czech Republic // Preslia. 2004. Vol. 76. N 2. P. 163—174.

Kumano S. Development of carpogonium and taxonomy of six species of the genus *Sirodotia*, *Rhodophyta*, from Japan and West Malaysia // Bot. Mag. 1982. Vol. 95. N 1037. P. 125—137.

Kumano S. Freshwater red algae of the World. Bristol, 2002. xi + 375 p.

Kwandrans J., Eloranta P., Bengtsson R. Sötvattensrödalger i Sverige — en översikt och ett nyfynd // Svensk Bot. Tidskr. 2002. Vol. 96. Hf 6. S. 274—280.

Medvedeva L. A. Biodiversity of aquatic algal communities in the Sikhote-Alin biosphere reserve (Russia) // Cryptogamie, Algol. 2001. Vol. 22. N 1. P. 65—100.

Necchi O. Jr., Sheath R. G., Cole K. M. Distribution and systematics of the freshwater genus *Sirodotia* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 236—243.

Necchi O. Jr., Vis M. L., Oliveira M. C. Phylogenetic relationship of *Sirodotia* species (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North and South America // Cryptogamie, Algol. 2007. Vol. 28. N 2. P. 117—127.

Sheath R. G., Cole K. M. Biogeography of stream macroalgae in North America // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 448—460.

Sheath R. G., Vis M. L. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 7. Section *Hybrida* // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 5. P. 431—438.

Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 1. Section *Contorta* // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 237—246.

Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 3. Section *Setacea* // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 719—725.

Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 4. Section *Virescentia* // J. Phycol. 1994a. Vol. 30. P. 108—117.

Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 5. Section *Aristata* // Phycologia. 1994b. Vol. 33. N 6. P. 404—414.

Sheath R. G., Vis M. L., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 6. Section *Turfosa* // J. Phycol. 1994c. Vol. 30. P. 872—884.

Starmach K. Phaeophyta — Brunatnice, *Rhodophyta* — Krasnorosty // Flora słodkowodna Polski. Warszawa—Krakow, 1977. T. 14. 445 p.

Stewart S. A., Vis M. L. Investigation of two species complexes in *Batrachospermum* section *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) // Phycologia. 2007a. Vol. 46. N 4. P. 380—385.

Stewart S. A., Vis M. L. Correction to paper by Stewart and Vis, Phycologia 46(4): 380—385 (2007) // Phycologia. 2007b. Vol. 46. N 6. P. 743.

Vis M. L., Miller E. J., Hall M. M. Biogeographic analyses of *Batrachospermum helminthosum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America using molecular and morphological data // Phycologia. 2001. Vol. 40. N 1. P. 2—9.

Vis M. L., Sheath R. G. Systematics of the freshwater red algal family *Lemaneaceae* in North America // Phycologia. 1992. Vol. 31. N 2. P. 164—179.

Vis M. L., Sheath R. G. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 9. Section *Batrachospermum*: Descriptions of five new species // Phycologia. 1996. Vol. 35. N 2. P. 124—134.

Vis M. L., Sheath R. G. A molecular investigation of the systematic relationships of *Sirodotia* species (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America // Phycologia. 1999. Vol. 38. N 4. P. 261—266.

Vis M. L., Sheath R. G., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 8a. Section *Batrachospermum*: *Batrachospermum gelatinosum* // Eur. J. Phycol. 1996a. Vol. 31. P. 31—40.

Vis M. L., Sheath R. G., Cole K. M. Distribution and systematics of *Batrachospermum* (*Batrachospermales*, *Rhodophyta*) in North America. 8b. Section *Batrachospermum*: excluding *B. gelatinosum* // Eur. J. Phycol. 1996b. Vol. 31. P. 189—199.

SUMMARY

Records of 11 species macroscopic red alga (*Rhodophyta*) in small and medium rivers of the Upper Volga region and adjacent areas are reported. *Audouinella chalybaea*, *A. hermannii*, *Batrachospermum anatinum*, *B. atrum*, *B. gelatinosum*, *B. keratophytum*, *B. turfosum*, *Lemanea borealis*, *L. fluviatilis*, *L. rigida* and *Sirodotia suecica* were found there. Ecological and geographical features of the species are discussed. The overwhelming majority of the rhodophytes grows in clean and very clean waters only, prefers low temperature and high oxygen content, indicating mainly oligosaprobic environmental conditions. Therefore, they have severely limited distribution in the region, concentrating in clean and fast rivers in the north-western part, especially Vepsovskaya Hills (Vologda Region), i. e. in the most sparsely populated area with very low economic activities. Only *Audouinella hermannii*, *Batrachospermum gelatinosum* and *Lemanea rigida* has relatively wide ecological range and are the commonnest in the studied rivers. The records of *Batrachospermum anatinum* and *Lemanea borealis* are the first ones for the freshwater flora of Russia. The records of the other species represent new findings or new localities to regional floras.

УДК 581.9 (517.3) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 10

© Д. А. Герман, С. А. Дьяченко, П. А. Косачёв, С. В. Смирнов, А. И. Шмаков

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

D. A. GERMAN, S. A. DYACHENKO, P. A. KOSACHEV, S. V. SMIRNOV, A. I. SHMAKOV. SUPPLEMENTS TO THE FLORA OF THE WEST MONGOLIA

Алтайский государственный университет
656049 Барнаул, пр. Ленина, 61
Факс (3852) 67-09-28
E-mail: d_german@inbox .ru
Поступила 12.02.2008

На основании обработки гербарных материалов, собранных авторами в 2003—2005 гг., приведены сведения о новых флористических находках в Западной Монголии. Род (*Erythronium*) и 7 видов (*Eremopoa songarica*, *Melica transsilvanica*, *Erythronium sibiricum*, *Ranunculus tuvinicus*, *Geum rivale*, *Potentilla lydiae*, *Euphrasia altaica*) впервые указываются для Монголии. 24 вида представляют новинки флоры трех ботанико-географических районов страны (Кобдосский, Монгольский Алтай и Джунгарская Гоби), 3 из них (*Poa supina*, *Trifolium repens*, *Crepis sibirica*) приводятся впервые для Западной Монголии. Для нескольких редких на западе страны или в Монголии в целом видов указаны новые местонахождения.
Ключевые слова: флористические находки, Алтай, Западная Монголия.

Одним из наиболее активно исследуемых в настоящее время во флористическом отношении участков Монголии является ее северо-западная часть, включающая ботанико-географические районы Кобдосский, Монгольский Алтай и Джун-

гарская Гоби, в некоторой степени также Котловину Больших озер. Только за последнее десятилетие, прошедшее после выхода «Конспекта флоры Внешней Монголии» и дополнения к нему И. А. Губанова (Губанов, 1996, 1999), здесь было найдено около 50 новых для Монголии видов и свыше 100 видов, новых для указанных ботанико-географических районов (Герман, 2001; Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002; Смирнов и др., 2003; German et al., 2003; Neuffer et al., 2003; Красноборов, 2006); было описано более 10 новых видов (Suchorukow, 1999; Рудая, Эбель, 2002; Косачёв, 2003; Lomonosova, Freitag, 2003; Камелин и др., 2004; Косачёв, Герман, 2004; German, 2005; Щёголева, 2006; Pyak et al., 2007). В то же время была доказана ошибочность указания ряда видов для отдельных районов Западной Монголии либо даже для страны в целом (Герман, 2001; Смирнов и др., 2003). Данные обстоятельства подчеркивают перспективность дальнейшего флористического обследования региона, отмеченную ранее Р. В. Камелиным (1996).

В 2003—2005 гг. изучение флоры Западной Монголии проводилось сотрудниками Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского госуниверситета (ЮСБС АлтГУ, Барнаул). Материалом, послужившим для подготовки настоящей статьи, явились гербарные сборы Д. А. Германа (2003 г.), С. А. Дьяченко и П. А. Косачёва (2004 г.) и С. А. Дьяченко (2005 г.). Исследованиями были охвачены низкогорные массивы в северной части Джунгарской Гоби, некоторые районы северного и южного (джунгарского) макросклона Монгольского Алтая, отчасти — высокогорья последнего в срединной его части, а также отдельные участки среднегорий Кобдосского района. Основные сборы были сделаны в следующих местах: долины рек Булган-гол (до верховий) и его притоков Баян-гол, Улястыйн-гол и Дод-Нарийн-гол; Бодончийн-гол и его левобережного притока Цагдуултай; Уенчийн-гол, Сагсай-гол, Хонго-гол (среднее течение), Шургийн-гол, верховья р. Ёлт-гол, хребты Аршантын-Нуру (гора Могойн-Улан-Ула и перевал Баян-Хутэл) и Цэнгэл-Хайрхан-Нуру, гора Увход-Ула, окрестности озер Толбо-Лур и Хара-Ус-Нур, перевалов Ботгоны-Хутэл, Хара-Бэлчир-Даба и Бага-Улан-Даба, а также населенных пунктов Баян-Ульгий, Булган (Баян-Ульгийского аймака), Дэлун и Уенч.

Наиболее богатыми на флористические находки оказались несколько пунктов. Прежде всего, это район верховий р. Ёлт-гол, давший целый набор среднегорных или среднегорно-равнинных мезофитов, часто весьма широко распространенных в Евразии (*Geum rivale*) или в горах Южной Сибири (*Erythronium sibiricum*), обычных в облесенных частях Алтая в пределах Казахстана, России и Китая и заходящих в Монголию лишь на крайнем западе в бассейне Черного Иртыша. Традиционно районом находок оказался джунгарский макросклон Монгольского Алтая, особенно бассейн Булган-гола и хр. Аршантын-Нуру, представляющие восточный рубеж распространения многих степных видов (*Piptatherum songaricum*, *Melica transsilvanica*). Наконец, немало видов было обнаружено в качестве новинок для Джунгарской Гоби — ими оказались либо древнесредиземноморские виды на восточной границе ареала (*Heliotropium ellipticum*), либо виды также средиземноморского родства, но более широко распространенные главным образом в южных районах Монголии (*Echinops humilis*, *Filago arvensis*). Находки, кроме того, включили ряд луговых, лугово-степных, высокогорных и интразональных видов, нахождение которых в тех или иных районах Западной Монголии, как правило, было вполне предсказуемо.

Все сборы хранятся в Гербарии ЮСБС АлтГУ (ALTB), поэтому при цитировании этикеток место хранения образцов не указывается. Также опущена информация о коллекторах, приведенная выше (за исключением одного образца *Draba stenocarpa* Hook. fil. et Thoms., собранного ранее). Дублеты переданы в Гербарий Ботанического Института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Eremopoa songarica (Schrenk) Roshev. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, правый берег р. Булган-гол близ устья р. Баян-гол, 46°18′ с. ш., 91°24′ в. д., пойма, 20 VI 2004.

Наиболее распространенный, преимущественно среднегорный вид небольшого восточно-средиземноморского рода *Eremopoa* Roshev. (Цвелёв, Гриф, 1965), встречающийся в различных, в основном более южных участках Центральной Азии (Цвелёв, 1968). До настоящего времени для Монголии (Кобдосский район и Монгольский Алтай) указывался только один представитель данного рода — главным образом высокогорный *E. altaica* (Trin.) Roshev. (Грубов, 1982 : 269; Губанов, 1996; Красноборов, 2006). Оба вида весьма близки, и *E. songarica* нередко рассматривается в качестве подвида — (*E. altaica* (Trin.) Roshev. subsp. *songarica* (Schrenk) Tzvel. Однако совокупность морфологических, эколого-географических и кариологических отличий позволяют принимать видовой ранг *E. songarica*. Именно к такой трактовке склоняется в настоящее время и Н. Н. Цвелёв, подтвердивший правильность определения монгольского образца.

Melica transsilvanica Schur — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, верховья р. Баян-гол, сев. макросклон хр. Аршантын-Нуру близ перевала Баян-Хутэл, 46°22′ с. ш., 91°10′ в. д., 1900—2100 м над ур. м., каменистые, местами сильно закустаренные склоны с *Juniperus sabina* L., скалы, 14 VII 2003; Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, долина правого притока Улястыйн-Сала, хр. Аршантын-Нуру, сев. макросклон горы Могойн-Улан-Ула, 46°23′ с. ш., 91°14′ в. д., каменистые степные склоны, 21 VI 2004; Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, левый берег, южн. макросклон горы Бургастыйн-Эхний-Улдэр, 46°25′ с. ш., 91°14′ в. д., каменистые степные склоны, 21 VI 2004.

Степной равнинно-среднегорный вид, встречающийся от Восточной Европы до Центральной Сибири; известен из Русского (Пешкова, 1990) и Китайского (Цвелёв, 1968) Алтая. Монгольские местонахождения, видимо, соответствуют юго-восточному пределу распространения *M. transsilvanica*.

Erythronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., опушка лиственничного леса, 4 VII 2005.

Преимущественно западносаянско-алтайский вид, известный на Алтае из России, Казахстана и Китая; представитель нового рода для флоры Монголии, имеющий здесь южную границу ареала. Кандык сибирский указывался ранее для Монголии без конкретных местонахождений во «Флоре СССР» (Крашенинников, 1935), а также в некоторых последующих сводках, не имеющих непосредственного отношения к Монголии. Все эти указания могли быть основаны лишь на сборе Г. Е. Грум-Гржимайло из долины р. Кран (LE), так как этикетка образца имеет отпечатанный типографским способом титул «Mongolia occidentalis». Данное местонахождение располагается в Китайском Алтае, как это и отмечено В. И. Грубовым (1977), и является ближайшим к месту монгольской находки.

Ranunculus tuvinicus A. Erst — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, долина р. Цагдуултай, 46°30′ с. ш., 92°30′ в. д., 2000—2200 м над ур. м., прибрежный луг, 20 VI 2005.

Недавно описанный высокогорный вид из родства *R. pseudohirculus* Schrenk, отличающийся от последнего меньшими размерами, формой листьев и характером опушения чашечки (Эрст, 2007); был известен из двух местонахождений в Юго-Западной Туве. Правильность определения подтверждена автором вида.

Geum rivale L. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., заболоченный луг, 3 VII 2005.

Преимущественно евро-сибирский среднегорно-равнинный гигрофильный вид, довольно обычный на Алтае в пределах России, Казахстана и Китая и достигающий в верховьях Черного Иртыша юго-досточной границы своего распространения.

Potentilla lydiae Kurbatsky — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., остепненный луг, 4 VII 2005.

До настоящего времени вид считался эндемиком гор Южной Сибири в пределах России (Курбатский, 1988). Наши образцы характеризуются наличием железистых волосков на внешней стороне лепестков, но в остальном соответствуют типичным экземплярам вида.

Euphrasia altaica Serg. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., галечник по берегу реки, 3 VII 2005.

Преимущественно алтае-саянский высокогорный вид, распространенный от Южного Алтая в пределах Казахстана до Восточного Саяна; отмечен также в Среднем и Южном Урале (Цвелёв, 1981). Несмотря на наличие сборов из многих приграничных с Монголией районов (от нагорья Сангилен до хр. Южный Алтай), до сих пор для страны *E. altaica* не приводился. Возможно, однако, что впервые в Монголии вид был собран еще в конце XIX в: «Восточный Алтай. Между Кош-Агачем и верховьем р. Кобдо. 1897. Демидова-Сан-Данато» (ТК, синтип), но в данном случае невозможно точно установить, был ли произведен сбор с территории Монголии или России. Находка из верховий Ёлт-гола надежно документирует произрастание *E. altaica* в Монголии. Особенности экологии и распространения вида дают основания ожидать его нахождение также в Китайском Алтае.

Новые виды для отдельных ботанико-географических районов Монголии

Alisma gramineum Lej. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Уенчийн-гол, 46°22′ с. ш., 92°07′ в. д., пойменные луга, ивняки, 1 VII 2004.

Довольно обычный в Монголии вид, известный из 5 равнинно-среднегорных ботанико-географических районов, в том числе граничащих с Монгольским Алтаем.

Bromopsis inermis (Leyss.) Holub — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, долина р. Цагдуултай, 46°30′ с. ш., 92°30′ в. д., 2000—2200 м над ур. м., прибрежный луг по галечнику, 20 VI 2005.

Широко распространенный в Евразии луговой вид, встречающийся почти во всех ботанико-географических районах МНР.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, долина правого притока Улястыйн-Сала, хр. Аршантын-Нуру, сев. макросклон горы Могойн-Улан-Ула, 46°23′ с. ш., 91°14′ в. д., около 2000 м над ур. м., заболоченный осоковый луг по реке, 27 VI 2004; Кобдосский аймак, среднее течение р. Шургийн-гол, 48°19′ с. ш., 91°18′ в. д., вдоль реки, 5 VII 2004; там же, приречный низкотравный луг по галечнику, 18 VI 2005.

На западе Монголии вид известен из Котловины Больших озер и Гобийского Алтая.

Piptatherum songaricum (Trin. et Rupr.) Roshev. ex E. Nikit. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, долина правого притока Улястыйн-Сала, хр. Аршантын-Нуру, сев. макросклон горы Могойн-Улан-Ула, 46°23′ с. ш., 91°14′ в. д., каменистые степные склоны, 21 VI 2004; там же, 24 VI 2005.

Единственный представитель преимущественно восточно-средиземноморского рода *Piptatherum* Beauv. во флоре Монголии, где ранее был известен только из Джунгарской Гоби (хр. Байтаг-Богдо). Новые местонахождения — самые восточные для вида.

Poa supina Schrad. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., прибрежный луг, 2 VII 2005.

Новинка флоры Западной Монголии: ранее вид указывался только для Хангайского и Монгольско-Даурского районов (Губанов, 1996). Учитывая склонность *P. supina* к сорничанию, не исключен заносный характер находки. Ближайшее местонахождение отмечено примерно в 100 км к югу, в Китайском Алтае (Цвелёв, 1968).

Carex delicata C. B. Clarke — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, долина р. Булган-гол в окр. бригады Цунхэл, 46°51′ с. ш., 91°13′ в. д., валуны и березовое (*Betula microphylla* Bunge) редколесье по старому руслу реки, 28 VI 2005.

Вид широко распространен в Северной Монголии, где известен из всех ботанико-географических районов. Определение сделано Т. В. Егоровой.

Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., манжетково-змееголовниковый луг, 5 VII 2005.

Вид довольно обычен в северной части Монголии; ближайшие местонахождения отмечены в Кобдосском ботанико-географическом районе (Губанов, 1996). Отличается среди прочих орхидных Северной Азии способностью проникать высоко в горы (до 2000 м над ур. м. и выше).

Agriophyllum pungens (Vahl) Link — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, долина р. Бодончийн-гол в 7 км выше выхода из гор, 46°05′ с. ш., 92°31′ в. д., 1650—1700 м над ур. м., песчано-галечниковые наносы по берегу, 17 VI 2003.

Достаточно широко распространенный в Монголии псаммофитный вид, известный из всех прилежащих ботанико-географических районов (Губанов, 1996). Видимо, проникает в Монгольский Алтай и по долинам других рек джунгарского макросклона. Подобное распространение было отмечено для целого ряда маревых, указанных в последние годы для этого участка района (Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002).

Chenopodium iljinii Golosk. — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, гора Увход-Ула, 45°49′ с. ш., 91°05′ в. д., гранитоиды и песчанистые сайры, 17 VI 2004.

В Монголии этот вид известен из двух западных районов — Котловины озер (Губанов, 1996) и Монгольского Алтая (Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002).

Corispermum changaicum Iljin — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, 10—15 км к востоку от пос. Булган, отроги горы Дзагын-Улан, 46°05′ с. ш., 91°43′ в. д., щебнистые склоны и песчаная пустыня, 30 VI 2004.

Один из самых распространенных в Монголии видов рода *Corispermum* L.; ближайшие находки — Котловина озер (Губанов, 1996). Определила М. Н. Ломоносова.

Dianthus soongoricus Schischk. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, долина р. Бодончийн-гол в 50 км сев.-вост. пос. Уенч, 46°18′ с. ш., 92°36′ в. д.,

2000—2200 м над ур. м., каменистые и мелкоземисто-щебнистые склоны, 5 VII 2003; Кобдосский аймак, верховья р. Баян-гол, сев. макросклон хр. Аршантын-Нуру близ перевала Баян-Хутэл, 46°22′ с. ш., 91°10′ в. д., h = 1900—2100 м, пологие опустыненные щебнистые склоны, 14 VII 2003.

До последнего времени растение было известно в Монголии только из Джунгарской Гоби (Грубов, 1982; Губанов, 1996; Кожевников, 1994, как *D. crinitus* Smith). При этом один из сборов, приводимых в «Растениях Центральной Азии» для Джунгарской Гоби (р. Улястайн-гол при выходе в долину Булгана — LE), в действительности относится к Монгольскому Алтаю. В пределах данного района вид приурочен к наиболее опустыненным участкам джунгарского макросклона (например, на хр. Аршантын-Нуру он встречался исключительно в группировках с доминированием *Nanophyton mongolicum* Pratov, а в долине р. Бодончийн-гол — в разреженных сообществах с участием *Veronica laeta* Kar. et Kir., *Sterigmostemum violaceum* (Botsch.) H. L. Yang и др.). Находка в долине Бодончийн-гола — восточный предел распространения вида.

Trifolium repens L. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, долина правого притока Улястыйн-Сала, хр. Аршантын-Нуру, сев. макросклон горы Могойн-Улан-Ула, 46°23′ с.ш, 91°14′ в. д., заболоченные осоковые луга по реке, 27 VI 2004.

Редкий в Монголии вид, отмеченный прежде только в Хэнтэйском районе (Губанов, 1996). Известен из Китайского Алтая; ближайшее местонахождение (гора Цинхэ — Яковлев, 1988) расположено всего в 70 км от нашей точки.

Viola rupestris F. W. Schmidt (*V. arenaria* DC.) — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-хол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., поляна лиственничного леса, 2 VII 2005.

Вид довольно обычен в северной части Монголии, а также в Русском и Китайском Алтае; ближайшие местонахождения в пределах страны отмечены в Кобдосском ботанико-географическом районе (Губанов, 1996).

Sium suave Walt. — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, пойма р. Булган, пос. Булган, по берегу арыка, в воде, 11 VII 2003.

Этот преимущественно восточноазиатский вид, обычный в большинстве районов Монголии, был указан В. И. Грубовым (1982) для Джунгарской Гоби (низовья р. Булган), однако последующие авторы (Виноградова, 1994; Губанов, 1996) для данного района страны *S. suave* не указывают, видимо, по причине отсутствия сбора, который нам обнаружить также не удалось. Новый сбор фактически соответствует указанию В. И. Грубова. Ближайшие нахождения отмечены в Джунгарской Гоби в пределах Китая (долина Черного Иртыша — Виноградова, 1994) и представляют западный предел распространения этого гидрофильного вида.

Heliotropium ellipticum Ledeb. — Джунгарская Гоби: гора Увход-Ула, 45°49′ с. ш., 91°05′ в. д., щебнистые шлейфы и глинисто-щебнистая пустыня у подножия, 9 VII 2003.

Ирано-туранский пустынный вид, в пределах Монголии указывавшийся для Кобдосского района (с вопросом) и Заалтайской Гоби (Грубов, 1982). Показание для Кобдосского района основано на единственном сборе врача-ветеринара Калнинга: «Inter fines Sibiriae et Chbdo. Kalning, 1870» (LE). Как и в случае многих других джунгарских и туранских видов, никем после Калнинга в Кобдосском районе не найденных, само нахождение их данным коллектором именно в этом районе очень сомнительно. Судя по всему, эти сборы были произведены значительно западнее (по крайней мере, к западу от Монгольского Алтая) и не имеют отношения к Кобдосскому ботанико-географическому району Монголии.

Напротив, нахождение *H. ellipticum* в Джунгарской Гоби достоверно и не случайно. Помимо нового сбора, в LE было обнаружено еще 2 образца вида из данного района: «Кобдосский аймак, в 20 км к юго-западу от сомона Булган. Подгорная равнина хр. Барангийн-Хара-Нуру, в саксаульнике. 5 VIII 1977 г. № 7188. Е. А. Волкова и Е. И. Рачковская; Кобдосский аймак, в 55 км к зап.-юго-западу от сомона Булган. Обширный сайр близ г. Алаг-Нохой, саксаульник. 6 VIII 1977 г. № 7227. Они же». Оба сбора подписаны Р. В. Камелиным, но, видимо, эти данные не были опубликованы, так как в сводках В. И. Грубова (1982) и И. А. Губанова (1996) вид для этого района не показан. Процитированные местонахождения соответствуют северо-восточной границе распространения *H. ellipticum.*

Dracocephalum integrifolium Bunge — Джунгарская Гоби: гора Увход-Ула, 45°49′ с. ш., 91°05′ в. д., гранитоиды и песчанистые сайры, 17 VI 2004.

Алтае-джунгаро-тяньшаньский, преимущественно среднегорный вид, приводившийся прежде только для двух ботанико-географических районов Монголии: Монгольско-Алтайского и Кобдосского. Ситуация с показанием *D. integrifolium* для Кобдосского района в точности повторяет описанную выше для *Heliotropium ellipticum*, поэтому считать достоверно установленным произрастание змееголовника цельнолистного можно только в Монгольском Алтае (южный макросклон) и Джунгарской Гоби.

Limosella aquatica L. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., обочина дороги, 3 VII 2005.

Вид отмечен почти во всех ботанико-географических районах северной части Монголии, в том числе соседних с Монгольским Алтаем.

Linaria hepatica Bunge — Кобдосский район: Баян-Ульгийский аймак, в 5 км к СВ от г. Баян-Ульгий, 49°00′ с. ш., 90°00′ в. д., 2050—2200 м над ур. м., каменистые склоны, трещины скал, 23 VII 2003.

С учетом недавнего обнаружения *L. hepatica* в Котловине Больших озер (Смирнов и др., 2003), следует констатировать присутствие вида во всех ботанико-географических районах Западной Монголии, за исключением ультрааридной Заалтайской Гоби.

Orobanche amoena C. A. Mey. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, верховье р. Баян-гол, сев. макросклон хр. Аршантын-Нуру близ перевала Баян-Хутэл, 46°22′ с. ш., 91°10′ в. д., 1900—2100 м над ур. м., каменистые, местами сильно закустаренные склоны с *Juniperus sabina*, скалы, 14 VII 2003.

Ранее вид был известен в Монголии только из Джунгарской Гоби (Губанов, 1996).

Cirsium incanum (S. G. Gmel.) Fisch. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Уенчийн-гол, 46°22′ с. ш., 92°07′ в. д., пойменные луга, ивняки, 1 VII 2004.

На западе Монголии *C. incanum* известен из двух смежных районов — Заалтайской и Джунгарской Гоби (Губанов, 1996). Ближайшее местонахождение — окр. пос. Булган (ALTB).

Crepis sibirica L. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, Монгольский Алтай, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., субальпийский луг, 4 VII 2005.

Вид распространен в ряде ботанико-географических районов Северной Монголии; для запада страны ранее не указывался (ближайшие местонахождения — Хангай).

Echinops humilis Bunge — Джунгарская Гоби: 10—15 км к востоку от пос. Булган Кобдосского аймака, отроги горы Дзагын-Улан, 46°05′ с. ш., 91°43′ в. д., щебнистые склоны и песчаная пустыня, 30 VI 2004.

В Монголии *E. humilis* уже отмечался для трех районов — Монгольского и Гобийского Алтая, а также северо-западного Хангая (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Filago arvensis L. — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, в 5 км к югу от пос. Булган, 46°02′ с. ш., 91°33′ в. д., луговина в чиевнике, 11 VII 2003.

Вид также известен из Монгольского Алтая, Средней Халхи и Котловины Больших озёр (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Senecio subdentatus (Bunge) Ledeb. — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, низкогорья в 20 км к юго-юго-западу от пос. Булган, 45°56′ с. ш., 91°28′ в. д., 1500 м над ур. м., щебнисто-каменистая кустарниковая (*Calligonum* sp.) пустыня, 8 VII 2003; гора Увход-Ула, 45°49′ с. ш., 91°05′ в. д., щебнистые шлейфы и глинисто-щебнистая пустыня у подножия, 9 VII 2003.

Вид нередок в горно-пустынных местообитаниях Западной Монголии — отмечен в Монгольском Алтае, Котловине Больших озер и Заалтайской Гоби (Губанов, 1996).

Новые местонахождения редких видов

Eremopoa altaica (Trin.) Roshev. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, левый берег р. Сагсай-гол в 15 км к северу от пос. Алтай, 48°25′ с. ш., 89°33′ в. д., 1920 м над ур. м., прибрежные луга, галечники, ивняки, 8 VII 2005.

В Монголии *E. altaica* до недавнего времени указывался только для Кобдосского района (Грубов, 1982; Губанов, 1996). Впервые для Монгольского Алтая приведен И. М. Краснобоговым (2006) по собственному сбору, произведенному также в долине р. Сагсай-гол, но несколько ниже по течению.

Carex microglochin Wahlenb. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, долина р. Цагдуултай (левый приток р. Бодончийн-гол), 46°30′ с. ш., 92°30′ в. д., 2000—2200 м над ур. м., прибрежный луг, 20 VI 2005; Баян-Ульгийский аймак, долина р. Булган-гол, окр. бригады Цунхэл, 46°51′ с. ш., 91°13′ в. д., березовое (*Betula microphylla*) редколесье по старому руслу реки, 26 VI 2005; Баян-Ульгийский аймак, юго-вост. склон хр. Цэнгэл-Хайрхан-Нуру в 15 км к юго-западу от пос. Буянт, 48°25′ с. ш., 89°19′ в. д., 1900 м над ур. м., прибрежный луг, 10 VII 2005.

Ранее вид был указан лишь для крайнего северо-запада Монгольского Алтая (массив Найрамдал на границе с Россией) (Neuffer et al., 2003). По-видимому, не относится к числу очень редких в Монгольском Алтае, но пропускается при сборах из-за своей миниатюрности.

Melandrium apricum (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Rohrb. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, нижнее течение р. Цагдуултай (левый приток р. Бодончийн-гол), 46°20′ с. ш., 92°36′ в. д., выс. 2100—2300 м над ур. м., разнотравно-злаково-полынная степь по каменистым склонам, 19 VI 2003; Кобдосский аймак, отроги Монгольского Алтая в 5 км к юго-западу от южной оконечности оз. Хара-Ус-Нур, 47°43′ с. ш., 91°59′ в. д., опустыненная степь по каменистым склонам и сайрам, 11 VI 2004.

Вид обычен в большинстве районов Монголии, за исключением наиболее опустыненных; для Монгольского Алтая известен лишь с недавнего времени (Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002) из трех местонахождений, расположенных в разных частях этого обширного района.

Thalictrum schischkinii Friesen (*T. simplex* L. var. *altaicum* Schischk.) — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, долина р. Булган-гол, окр. бригады Цунхэл, 46°51′ с. ш., 91°13′ в. д., валуны и березовое (*Betula microphylla*) редколесье по ста-

рому руслу реки, 26 VI 2005; Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., разнотравный луг, 3 VII 2005; Баян-Ульгийский аймак, левый берег р. Сагсай-гол в 15 км к северу от пос. Алтай, 48°25′ с. ш., 89°33′ в. д., 1920 м над ур. м., прибрежные луга, галечники, ивняки, 8 VII 2005.

Предположение о вероятном произрастании этого преимущественно юго-западносибирского, главным образом высокогорного вида в Монгольском Алтае (Губанов, 1996) было подтверждено недавно единственной находкой в долине р. Сангинин-гол (Neuffer et al., 2003). По-видимому, *Th. schischkinii* довольно обычен в этой части Монгольского Алтая. От близкого *T. simplex* L. отличается экологически избирательным произрастанием в долинах горных рек с более или менее выраженным засолением.

Draba stenocarpa Hook. fil. et Thoms. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, левый берег р. Цаган-ус в среднем течении, юго-зап. склон горы Шовгор, скалы вдоль тропы, 28 VII 2001. Р. В. Камелин, А. И. Шмаков и др.; Кобдосский аймак, верховые р. Баян-гол, сев. макросклон хр. Аршантын-Нуру близ перевала Баян-Хутэл, 46°22′ с. ш., 91°10′ в. д., 1900—2100 м над ур. м., каменистые, местами сильно закустаренные склоны с *Juniperus sabina*, скалы, 14 VII 2003; Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, долина правого притока Улястыйн-Сала, хр. Аршантын-Нуру, сев. макросклон горы Могойн-Улан-Ула, 46°23′ с. ш., 91°14′ в. д., 2000 м над ур. м., каменистые степные склоны, 21 VI 2004; Кобдосский аймак, сев. макросклон хр. Шадзгайтын-Нуру, долина левого притока р. Улястайн-гол, 46°21′ с. ш., 91°41′ в. д., степные склоны, 28 VI 2004.

Лишь недавно указанный для Монголии вид, известный фактически из двух локусов в долинах притоков Булган-гола (Герман, 2001; Эбель, Рудая, 2002). Как видно, *D. stenocarpa* распространен в Монгольском Алтае значительно шире и не только в бассейне Булган-гола, но и в северной части, относительно недалеко от границы с Россией. Находка в долине р. Цаган-ус закрывает более чем 400-километровую дизъюнкцию между известными ранее монгольскими местонахождениями и наиболее северной популяцией вида, недавно обнаруженной на юге Русского Алтая (Герман и др., 2006).

Meniocus linifolius (Steph. ex Willd.) DC. — Монгольский Алтай: Кобдосский аймак, среднее течение р. Баян-гол, левый берег, южн. макросклон горы Бургастыйн-Эхний-Улдэр, 46°25′ с. ш., 91°14′ в. д., каменистые степные склоны, 21 VI 2004.

В Монголии плоскоплодник льнолистный находится на восточном пределе распространения и является редким. До настоящей находки было известно всего два сбора — в долине р. Шургин-гол в Хангае (Грубов, 1982) и на хр. Аршантын-Нуру в Монгольском Алтае (Губанов и др., 1987); новая находка располагается довольно близко к последнему. В китайской части Монгольского Алтая *M. linifolius* более обычен.

Hedysarum consanguineum DC. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, долина р. Булган-гол, окр. бригады Цунхэл, 46°51′ с. ш., 91°13′ в. д., низкотравный прибрежный луг, тополевник, 26 VI 2005; Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2200—2300 м над ур. м., субальпийский луг, 5 VII 2005; Баян-Ульгийский аймак, левый берег р. Сагсай-гол в 15 км к северу от пос. Алтай, 48°25′ с. ш., 89°33′ в. д., 1920 м над ур. м., прибрежный луг по галечнику, 8 VII 2005; Баян-Ульгийский аймак, юго-вост. склон хр. Цэнгэл-Хайрхан-Нуру в 15 км к юго-западу от пос. Буянт, 48°25′ с. ш., 89°19′ в. д., 1900 м над ур. м., прибрежный луг по галечнику, 10 VII 2005.

Алтае-саянский субэндемичный вид, до сих пор указывался для Монголии на основании единственного нахождения на горе Цамбагарав (Цаст-Ула) (Neuffer et al., 2003). Как показали наши исследования, в северо-западной части Монгольского Алтая *H. consanguineum* распространен достаточно широко.

Erigeron krylovii Serg. — Монгольский Алтай: Баян-Ульгийский аймак, истоки р. Ёлт-гол в окр. горы Ёлт-Ула, 48°05′ с. ш., 89°10′ в. д., 2300 м над ур. м., луговая степь, 7 VII 2005.

Впервые для Монгольского Алтая и для Монголии вид был приведен А. Л. Эбелем и А. Н. Рудой (2002) по собственным сборам из бассейна р. Булган (верховья р. Индертийн-гол), а позднее указан для долины р. Сангинин-гол (German et al., 2003). Новая находка — третий сбор вида из Монголии.

Благодарности

Авторы признательны Р. В. Яковлеву за помощь в организации экспедиционных выездов, Р. В. Камелину и Н. Н. Цвелёву за ценные замечания по содержанию статьи, а также всем коллегам, определившим или подтвердившим определения публикуемых здесь новинок. Отдельная благодарность Г. А. Лазькову, И. О. Бузуновой, И. В. Татанову и С. А. Костюкову за неоценимую помощь по ходу подготовки сообщения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. Сем. Umbelliferae Juss. // Растения Центральной Азии. Аралиевые, Зонтичные, Кизиловые. СПб., 1994. Вып. 10. С. 9—100.

Герман Д. А. К видовому составу крестоцветных Монголии // Turczaninowia. 2001. Т. 4. № 3. С. 42—46.

Герман Д. А., Смирнов С. В., Камелин Р. В. и др. Флористические находки на Алтае // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1915—1919.

Грубов В. И. Сем. *Liliaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. Лилейные — Орхидные. М.; Л., 1997. Вып. 7. С. 7—87.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л., 1982. 442 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Губанов И. А. Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)» // Turczaninowia. 1999. Т. 2. № 3. С. 19—23.

Губанов И. А., Камелин Р. В., Дарийма Ш. Новые местонахождения редких растений Монголии // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. № 1. С. 114—128.

Камелин Р. В. Предисловие научного редактора // И. А. Губанов. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. С. 1—2.

Камелин Р. В., Шмаков А. И., Смирнов С В. Новый вид лютика (*Ranunculus*) из Монголии // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 3. С. 5—7.

Кожевников Ю. П. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. Щирицевые — Гвоздичные. СПб., 1994. Вып. 11. С. 13—99.

Косачёв П. А. Обзор секции *Pseudolysimachium* W. D. J. Koch рода *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) во флоре Алтайской горной страны // Turczaninowia. 2003. Т. 6. № 1. С. 11—33.

Косачёв П. А., Герман Д. А. Новый вид рода *Veronica* L . (*Scrophulariaceae*) из Западной Монголии // Новости систематики высших растений. 2004. Т. 36. С. 209—212.

Красноборов И. М. Заметки по флоре крайнего запада Монголии в пределах МонгольскогоАлтая и верховий рек бассейна реки Кобдо // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии // Матер. V Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 21—23 ноября 2006 г.). Барнаул, 2006. С. 134—140.

Крашенинников И. М. Род Кандык — *Erythronium* L. // Флора СССР. Т. 4. Л., 1935. С. 364—365.

Курбатский В. И. *Potentilla* L. — Лапчатка // Флора Сибири. Т. 8. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. С. 38—83.

Пешкова Г. А. *Melica* L. — Перловник // Флора Сибири. Т. 2. *Poaceae* (*Gramineae*). Новосибирск, 1990. С. 298—308.

Рудая Н. А., Эбель А. Л. Новые виды *Potentilla* L. и *Anoplocaryum* Ledeb. из высокогорий Монгольского Алтая // Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 2. С. 5—10.

Ревушкин А. С., Рудая Н. А., Сморгов А. Е. и др. Флористические находки в Западной Монголии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 142—151.

Смирнов С. В., Герман Д. А., Косачёв П. А., Дьяченко С. А. Дополнение к флоре Монголии // Turczaninowia. 2003. Т. 6. № 4. С. 11—21.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Gramineae* Juss. // Растения Центральной Азии. Вып. 4. Злаки. М.; Л., 1968. С. 1—247.

Цвелёв Н. Н. Род Очанка — *Euphrasia* L. // Флора европейской части СССР. Т. 5. Л., 1981. С. 268—281.

Цвелёв Н. Н., Гриф В. Г. Кариосистематическое исследование рода *Eremopoa* Roshev. (*Gramineae*) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 10. С. 1457—1460.

Щёголева Н. В. Новый вид рода *Ranunculus* L. из Северо-Западной Монголии // Систем. заметки. Герб. Томск. ун-та, 2006. Вып. 96. С. 12—14.

Эбель А. Л., Рудая Н. А. Заметки по флоре Западной Монголии // Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 1. С. 32—42.

Эрст А. С. Новые таксоны рода лютик (*Ranunculus*) из Алтайской горной страны // Turczaninowia. 2007. Т. 10. № 2. С. 5—11.

Яковлев Г. П. Сем. *Leguminosae* Juss. // Растения Центральной Азии. Бобовые. Л., 1988. Вып. 8а. С. 1—125.

German D. A. Erysimum mongolicum, a new species from Mongolia, and notes on *E. vassilczenkoi* and *E. kotuchovii* (*Brassicaceae*) // Willdenowia. 2005. Vol. 35. N 2. P. 305—313.

German D. A., Neuffer B., Friesen N., Hurka H. Contribution to the knowledge of the flora of the Mongolian Altai II // Feddes Repert. 2003. Bd 114. Hf 7—8. S. 632—637.

Lomonosova M., Freitag H. A new species of *Suaeda* (*Chenopodiaceae*) from the Altai, Central Asia // Willdenowia. 2003. Vol. 33. N 1. P. 139—147.

Suchorukow A. P. Eine neue asiatische *Chenopodium*-Art aus der Sektion *Pseudoblitum* Hook. f. (*Chenopodiaceae*) // Feddes Repert. 1999. Bd 110. Hf 7—8. S. 493—497.

Neuffer B., Oyuntsetseg B., Schamsran Z., Hurka H. Contribution to the knowledge of the flora of the Mongolian Altai // Feddes Repert. 2003. Bd 114. Hf 5—6. S. 358—371.

Pyak A. L, Shaw S. C., Ebel A. L. et al. A new species of *Lagopsis* (*Lamiaceae*) from Mongolia // Kew Bull. 2007. Vol. 62.1. N 1. P. 107—111.

SUMMARY

The data on new floristic findings in the West Mongolia are given. One genus (*Erythronium* L.) and 7 species (*Eremopoa songarica* (Schrenk) Roshev., *Melica transsilvanica* Schur, *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl., *Ranunculus tuvinicus* A. Erst, *Geum rivale* L., *Potentilla lydiae* Kurbatsky, *Euphrasia altaica* Serg.) are reported for Mongolia for the first time. The other 24 species are new to some botanical-geographical districts (Khobdo, Mongolian Altai and Dzungarian Gobi), three of them (*Poa supina* Schrsid., *Trifolium repens* L., *Crepis sibirica* L.) being novelties for the flora of the West Mongolia. In addition, new localities of some species rare in the western or the whole Mongolia are cited.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9 (470.322)

© Н. Ю. Хлызова,[1] Л. Н. Скользнева,[2] Т. В. Недосекина[2]

РЕДКИЕ ВИДЫ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* И *LIPARIS LOESELII* (*ORCHIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

N. Yu. KHLYZOVA,[1] L. N. SKOLZNEVA,[2] T. V. NEDOSEKINA.[2] RARE SPECIES *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* AND *LIPARIS LOESELII* (*ORCHIDACEAE*) IN LIPETSK REGION

[1] Липецкий государственный педагогический университет,
естественно-географический факультет, кафедра ботаники
398020 Липецк, ул. Ленина, 42
Факс (4742) 328-333
E-mail: khlyzova.59@mail.ru
[2] Воронежский государственный университет, заповедник «Галичья гора»
398240 Липецкая обл., Задонский район, с. Донское
Факс (47471) 33-3-65
E-mail: vgu@zadonsk.lipetsk.ru
Поступила 08.12.2008

Приводятся сведения о находках редких на территории России *Cypripedium calceolus* и *Liparis loeselii* в Липецкой обл., где оба вида считались исчезнувшими. Дан анализ их распространения в Центральном Черноземье. Приводятся описания местообитаний.

Ключевые слова: редкий вид, *Cypripedium calceolus*, *Liparis loeselii*, Липецкая обл., Центральное Черноземье, Россия.

При проведении исследований состояния редких видов растений Липецкой обл. в 2000—2008 гг. были обнаружены охраняемые на территории России *Cypripedium calceolus* L. и *Liparis loeselii* (L.) Rith (*Orchidaceae*), ранее считавшиеся в области исчезнувшими.

Cypripedium calceolus L. — редкий вид флоры России, занесенный в Красную книгу Российской Федерации (Красная.., 2005). Встречается в Северном (кроме Крайнего Севера), Северо-Западном, Центральном, Центрально-Черноземном, Волго-Вятском, Поволжском (север), Уральском районах, на юге Сибири и Дальнего Востока. В средней полосе европейской части России отмечен как вид, изредка встречающийся во всех областях. Здесь для него характерна экологическая двойственность: он приурочен либо к карбонатным почвам, либо к торфяникам (Аверьянов, 2006). В Центральном Черноземье отмечен в следующих областях: Белгородская — в бывшем Белгородском уезде (Камышев, 1978), где современные находки отсутствуют (Еленевский и др., 2004); Орловская — Новосильский, Орловский, Хотынецкий, Шаблыкинский районы (Еленевский, Радыгина, 2005); Тамбовская — есть указания о находках для Первомайского, Мичуринского, Сампурского, Тамбовского, Инжавинского районов, где в настоящее время обнаружить его не удается (Иванова, 2002а); Воронежская — на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника (ВГПБЗ) отмечался в научно-популярной статье И. М. Хомяковой (1970), по данным Л. А. Гоббе, современные находки и гербарные образцы, подтверждающие эти сведения, отсутствуют (Ста-

родубцева, 2007); Курская — известен по находкам XIX в. (Hoefft, 1826) и начала XX в. (Сукачев, 1903—1905), в настоящее время встречается в Льговском и Мантуровском районах (Золотухин и др., 1995; Полуянов, 2005). Эти данные свидетельствуют о том, что в Центральном Черноземье довольно отчетливо прослеживается тенденция сохранения местообитаний вида на карбонатных почвах и исчезновения его популяций, приуроченных к торфяникам, которые на территории региона занимают незначительные площади (менее 1 %) и характеризуются значительными изменениями растительного покрова вследствие воздействия природных процессов (колебания уровня грунтовых вод, климатические изменения, сукцессионные процессы) и хозяйственной деятельности человека (добыча торфа, мелиоративные работы).

Наши сведения о состоянии популяций этого вида в Липецкой обл. также подтверждают эту закономерность. В Липецкой обл. он был известен только по указаниям Д. И. Литвинова (1888) в Усманском уезде, в лесах близ г. Усмань, в густом влажном кустарнике. С конца XIX в. вид в области не отмечался и считался исчезнувшим (Флора.., 1996). В 2000 г. он был найден нами в Данковском р-не: в 1 км южнее с. Верхняя Павловка, на правом берегу Дона, в кленово-липовом лесу, 29 VII 2000, Л. Н. Скользнева, Недосекина Т. В. (VU). Удовлетворительное и стабильное состояние вида было подтверждено 14 VI 2004, В. С. Сарычев (VU). При повторном обследовании в 2008 г. этого местонахождения (53°27′633″ с. ш.; 38°59′617″ в. д.) нами было отмечено 48 надземных побегов *C. calceolus* (28 генеративных и 20 вегетативных) на площади 36 м². Вид произрастает в кленово-липовом растительном сообществе на крутом склоне северной экспозиции с уклоном 40—45°. Почвы — оподзоленные серые суглинки, сформированные на щебнистых известняках. В нижней части склона почвы переувлажнены выходящими грунтовыми водами. В сообществе в первом ярусе доминирует *Tilia cordata* Miller с участием *Quercus robur* L., редко встречается *Ulmus laevis* Pallas. Во втором ярусе доминирует *Acer platanoides* L. В подлеске представлены *Corylus avellana* L., *Euonimus europae* L., *E. verrucosa* Scop., *Viburnum opulus* L., *Frangula alnus* Miller. Травостой разреженный, изредка встречаются *Actaea spicata* L., *Asarum europaeum* L., *Convallaria majalis* L., *Dryopterius filix-mas* (L.) Schott. В нижней и средней части склона часто отмечается *Epipactis helleborine* (L.) Grantz.

Liparis loeselii (L.) Rich. — редкий вид флоры России, занесенный в Красную книгу Российской Федерации (Красная.., 2005). Широко распространен в европейской части страны и в западной Сибири, однако везде встречается редко. По областям Центрального Черноземья проходит южная граница его ареала. Область распространения вида обусловлена распространением сфагновых болот, являющихся наряду с болотистыми лугами и приозерными сплавинами основным типом местообитаний вида (Аверьянов, 1988; Цвелёв, 1988). В Белгородской обл. вид известен по старым находкам (Камышев, 1978; Аверьянов, 2006), которые в настоящее время не подтверждаются (Еленевский и др., 2004). В Воронежской обл. отмечался в 30-е годы XX в. в южной (не входящей в состав ВГПБЗ) части Усманского бора в окрестностях Веневитинова кордона на сфагновом болоте с клюквой (Голицын, 1961). В течение последних нескольких десятилетий, несмотря на проведение ежегодных стационарных исследований окрестностей биостанции Воронежского госуниверситета «Веневитиново», этот вид обнаружить не удается (Барабаш и др., 2008). Данные С. И. Машкина (1949, 1959) и Н. Н. Цвелёва (1988) свидетельствуют о стабильном состоянии популяций этого вида в Новохопёрском р-не на сфагновых болотах Чистое у сел Богдань и Малый Ильменёк у пос. Новоильменский. Охрана вида в Воронежской обл. не обеспечена, так как оба болота находятся в окрестностях (но за пределами границ) Хопёрского заповедника. В Курской обл. отмечался

В. Н. Сукачевым (1903, 1906) для Зоринских болот в Обоянском р-не. В настоящее время эта территория входит в состав Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника. Вид здесь не сохранился (Золотухин и др., 2001; Полуянов, 2005). В Тамбовской обл. он отмечался на сфагновых болотах в Петровском (Алехин, 1915; Камышев, 1967), Моршанском, Мичуринском и Тамбовском районах (Бухало и др., 1983). Современные находки отсутствуют (Иванова, 2002б).

В Липецкой обл. вид был известен только по старым находкам: Двуреченское торфяное болото, 22 VI 1882, В. Цингер (MW) (в настоящее время территория Грязинского р-на). В. В. Алехин (1915) отмечал, что в гербарии В. Арнольди (MW) хранится лист, собранный в долине р. Воронеж на торфяном болоте у с. Крутое (в настоящее время это территория Добровского р-на). В последующие десятилетия вид никем не отмечался и считался в области исчезнувшим (Флора.., 1996). Нами он обнаружен в Грязинском р-не: истоки р. Двуречка, 2.5 км севернее с. Сошки, слабо заторфованное сырое побережье оз. Лебяжье (Чистое) — выработанный торфяной карьер, 25 VIII 2008, Н. Ю. Хлызова (MW). Отмечено 6 совместно произрастающих растений (5 вегетативных и 1 генеративное) в месте обитания популяции *Dacthylorhiza incarnata* (L.) Soo, занимающей площадь около 25 м^2 на побережье, заливаемом весной и остающимся влажным в течение всего лета. В настоящее время на этом участке происходит активное расселение самосевом *Pinus sylvestris* L. (на площади 100 м^2 отмечено 15 молодых сосен в возрасте 7—10 лет), так как в непосредственной близости от озера находится старовозрастная (45—50 лет) сосновая посадка. Выработанный торфяной карьер — оз. Лебяжье (Чистое) — является также местообитанием *Aldrovanda vesiculosa* L. (Хлызова, 2008), где в 2008 г. были вновь отмечены особи этого вида с плодами и зрелыми семенами.

Благодарности

Благодарим А. В. Ткаченко и Н. Я. Скользнева за помощь в организации и проведении экспедиционных исследований.

Работа проводилась при финансовой поддержке Комитета экологии и охраны окружающей среды Липецкой обл. в рамках программы мониторинга редких и охраняемых растений на территории Липецкой обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. *Liparis loeselii* (L.) Rich. / Красная книга РСФСР. М., 1988. С. 312—313.

Аверьянов Л. В. Сем. Orchidaceae Juss. — Орхидные, или Ятрышниковые // Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 162—174.

Алехин В. В. Введение во флору Тамбовской губернии (Ботан. очерк). М., 1915. 96 с.

Барабаш Г. И., Камаева Г. М., Майоров С. Р., Хлызова Н. Ю. Список сосудистых растений окрестностей учебно-научного центра Воронежского государственного университета «Веневитиново». Предварительный вариант. М., 2008. 44 с.

Бухало М. А., Петручук Л. А., Кузнецова М. Я. Редкие растения, требующие индивидуальной охраны / Памятники природы Тамбовской области. Воронеж, 1983. С. 66—82.

Голицын С. В. Список растений Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронежск. гос. заповедн. Воронеж, 1961. Вып. 10. 101 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Орловской области. М., 2005. 214 с.

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Чаадаева Н. Н. Растения Белгородской области (конспект флоры). М., 2004. 120 с.

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Полуянов А. В. Сосудистые растения Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника // Природные условия и биологическое разнообразие Зоринского

заповедного участка в Курской области. Тула, 2001. Вып. 17. С. 41—84. (Тр. Центральн.-Черноземн. гос. заповедника).

Золотухин Н. И., Золотухина И. Б., Филатова Т. Д. Новые данные о редких видах растений в Центрально-Черноземном заповеднике // Флора Центральной России: Матер. науч. конф. Липецк, 1—3 февраля 1995 г. М., 1995. С. 122—123.

Иванова И. А. Cypripedium calceolus L. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002а. С. 98.

Иванова И. А. Liparis loeselii (L.) Rich. // Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов, 2002б. С. 105.

Камышев Н. С. Водораздельные сфагновые болота Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 2. С. 65—75.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Красная книга РСФСР. М., 1988.

Литвинов Д. И. Список растений, дикорастущих в Тамбовской губернии // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1888. Т. 2. № 2. P. 220 — 260.

Машкин С. И. Инвентаризация флоры сосудистых растений в Хопёрском заповеднике и редкие виды для Воронежской области // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам. М., 1949. Вып. 12. С. 95—98.

Машкин С. И. Новые материалы по инвентаризации высших растений Хопёрского государственного заповедника и его ближайших окрестностей // Тр. Хопёр. заповедника. 1959. Вып. 3. С. 271—285.

Приказ МПР России от «25» октября 2005 №289 «Об утверждении перечней (списков) объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации и исключенных из Красной книги Российской Федерации (по состоянию на 1 июня 2005 г.)».

Полуянов А. В. Флора Курской области. Курск, 2005. 264 с.

Стародубцева Е. А. Дополнения и изменения в списке сосудистых растений Воронежского заповедника // Тр. Воронежск. гос. заповед. Воронеж, 2007. Вып. 24. С. 74—92.

Сукачев В. Н. Ботанико-географические исследования в Грайворонском и Обоянском уездах Курской губернии // Тр. О-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1903. Т. 37. 1903

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников степной области Южной России. I. Зоринские болота Курской губернии // Изв. СПб. лесного ин-та. 1906. Вып. 14. С. 167—188.

Сукачев В. Н. Enumeratio plantarum florae gubernii Kurskinensis. Рукопись, 1903—1905.

Флора Липецкой области / К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новиков, Н. А. Ржевуская (Вьюкова), В. Н. Тихомиров, при участии А. Я. Григорьевской, Н. Ю. Хлызовой. М., 1996. 375 с.

Хлызова Н. Ю. Новые сведения о распространении редких видов водных растений в Центральном Черноземье // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 153—156.

Хомякова И. М. Травянистые растения в лесах под Воронежем, нуждающиеся в охране // Памятники природы Воронежской области. Воронеж, 1970. С. 125—127.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Hoefft F. Catalogue des plantes qui croissent spontanement dans le district de Dmitrieff sur le Svapa dans le gouvernement de Koursk. M., 1826. 66 p.

SUMMARY

Data on records of rare species *Cypripedium calceolus* and *Liparis loeselii* (*Orchidaceae*), in Lipetsk Region, formerly considered there as extinct, are provided. An analysis of their distribution in the Central Chernozem region is carried out. A description of their habitats is given.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Г. Л. Кудряшова

А. М. АСКЕРОВ. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ АЗЕРБАЙДЖАНА. КОНСПЕКТ ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА (Т. I—III). БАКУ: ЭЛМ, 2005—2007. 776 С.

G. L. KUDRJASHOVA. *A. M. ASKEROV*. HIGHER PLANTS OF AZERBAIJAN. THE OUTLINE OF AZERBAIJAN FLORA (I—III VOLUMES). BAKU: ELM, 2005—2007. 776 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.- Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 02.03.2009

В 2008 г. вышел из печати 3-й, заключительный том «Конспекта флоры Азербайджана» (на азербайджанском языке). Автор этого труда — известный ботаник, доктор биологических наук, профессор Айдын Мусаевич Аскеров, известный своими многолетними флористическими и таксономическими исследованиями Кавказа (особенно Азербайджана), результатом которых были многочисленные публикации и среди них наиболее значительны монографии по папоротникам Кавказа.

Три тома «Конспекта» содержат полную сводку высших растений Азербайджана (высшие споровые, голосеменные, покрытосеменные). Во всех 3 томах дается карта флористических районов Азербайджана, список литературы. Собственно конспект представляет не только дикорастущие и адвентивные, но и широко распространенные культурные, в том числе натурализовавшиеся виды Азербайджана. Материал дается по всем семействам в форме описания семейств и родов, эколого-географического анализа видов (основные биотопы, распределение их по высотным поясам гор, ботанико-географическим районам). В конце описания рода перечислены уточненные списки видов (для некоторых из них приведены необходимые синонимы), многие виды иллюстрированы рисунками (387 в 3 томах).

В первом томе — значительная по объему вводная часть, посвященная истории изучения флоры Азербайджана и теоретическим вопросам исследований. Специальная часть представлена Плаунообразными — Голосеменными, Цветковыми (Однодольными и частью Двудольных, *Magnoliaceae* — *Brassicaceae*); всего 1866 видов, относящихся к 498 родам и 94 семействам.

Во втором томе — остальные семейства Двудольных, за исключением двух больших семейств *Lamiaceae* и *Asteraceae*, вошедших в третий том. Здесь даны сведения о 1992 видах из 469 родов и 97 семейств.

Третий том кроме специальной части с описанием и конспектом семейств *Lamiaceae* и *Asteraceae* содержит алфавитные указатели семейств и родов к 1—3 томам на азербайджанском и латинском языках, а также очень важные для систематиков приложения. Первое приложение — дополнения к 8 томам «Флоры Азербайджана», изданным в 1950—1961 гг. В 1-е приложение включены все новые таксоны,

описанные после выхода в свет соответствующих томов «Флоры Азербайджана», а также учтены номенклатурные изменения, сделанные в результате критической обработки многих таксонов «Флоры» за это время различными авторами. Дана информация о 69 видах и 70 родах из 19 семейств. Второе приложение — аннотированный список номенклатурных типов, хранящихся в Центральном Гербарии Азербайджана (BAK) — 130 видов, представляющих 19 семейств и 51 род. В третьем приложении дана система высших растений Азербайджана, по которой расположен материал в «Конспекте» — 4 отдела, 10 классов, 110 порядков, 193 семейства, 1140 родов, 4745 видов. Автор сравнивает эти цифры с таковыми в 8 томах «Флоры Азербайджана» (1950—1961) и отмечает, что новыми для флоры Азербайджана оказались 68 семейств, 240 родов и 673 вида. Завершают книгу резюме на трех языках (азербайджанском, русском и английском), каждое по 2 страницы, в которых изложено основное содержание работы.

В целом «Конспект флоры Азербайджана должен быть оценен как имеющий большое значение для познания флоры Кавказа. Книга будет интересна не только профессиональным биологам широкого круга — систематикам, флористам, экологам, специалистам по сельскому хозяйству, но и, что очень важно, студентам биологических, географических и других факультетов, всем любителям природы, посещающим Азербайджан, она поможет им разобраться в разнообразии флоры этого региона Кавказа.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 10)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 10)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 10)

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 10. 1417—1600.*